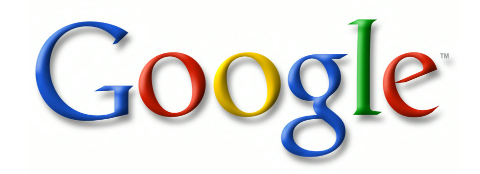
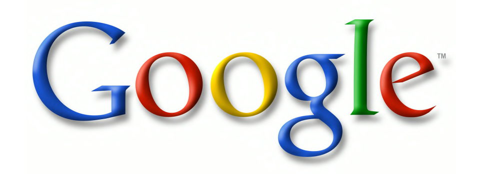
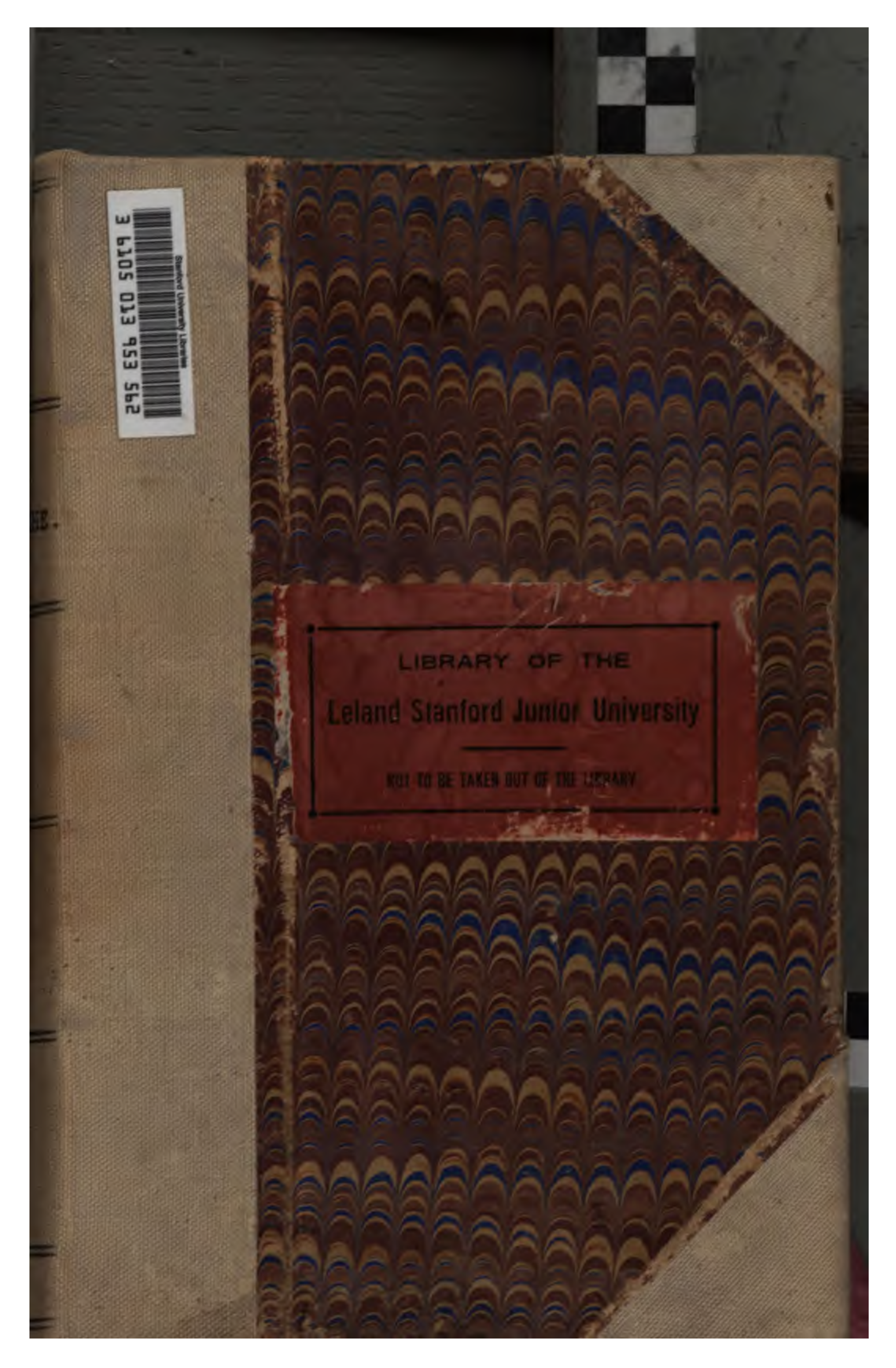




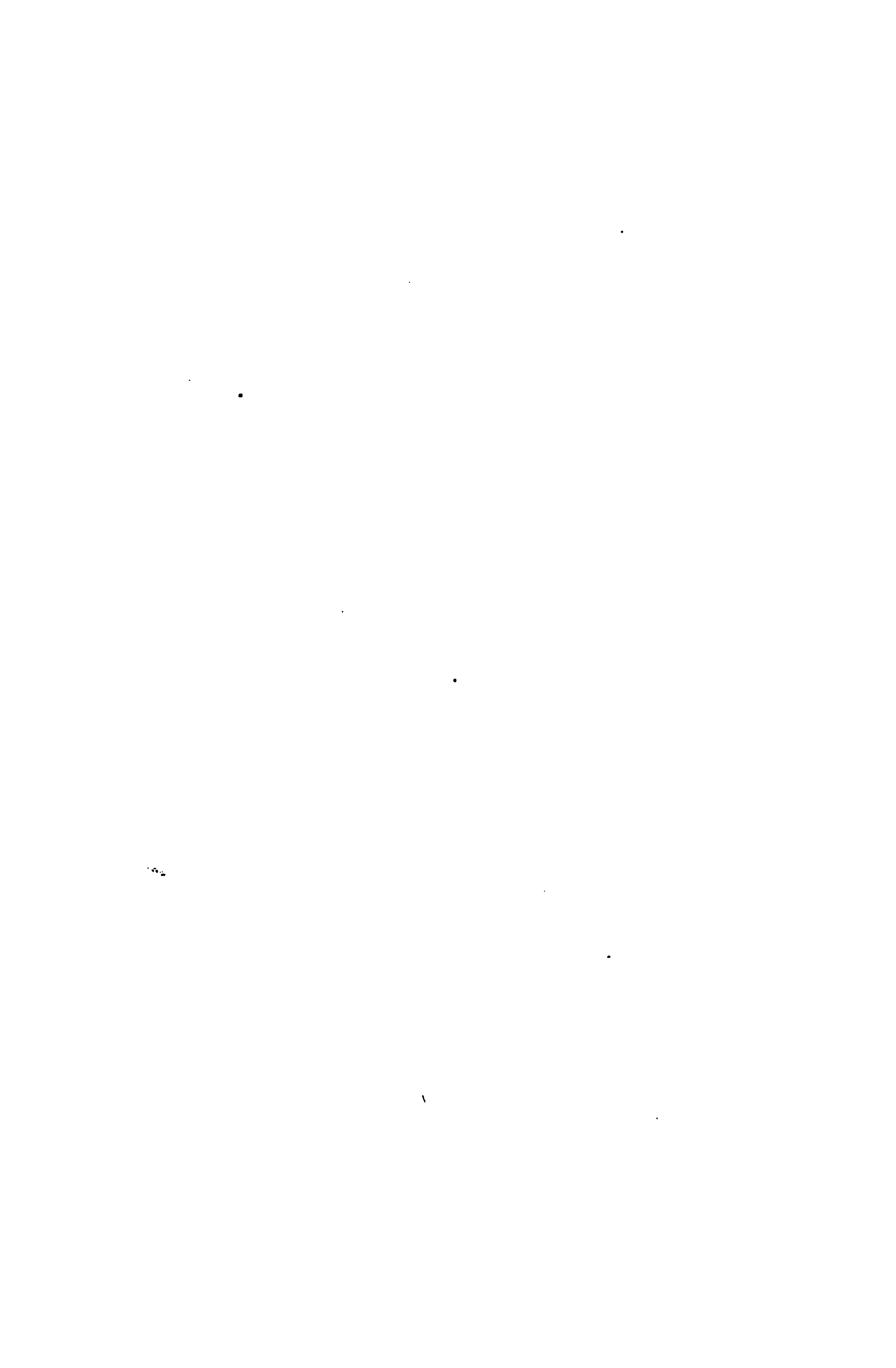


Stanford University Libraries
3 6105 013 953 562
LIBRARY OF THE
Leland Stanford Junior University
NOT TO BE TAKEN OUT OF THE LIBRARY









O

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim.

Herausgegeben

von

W. Pfeffer,
Professor an der Universität Leipzig.

und

E. Strasburger,
Professor an der Universität Bonn.

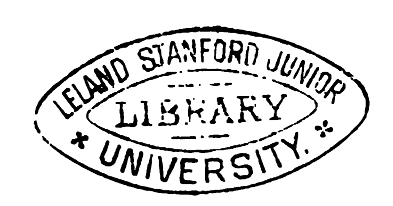
Siebenundzwanzigster Band.

Mit 21 lithographirten Tafeln.

Berlin, 1895.

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Ed. Eggers.

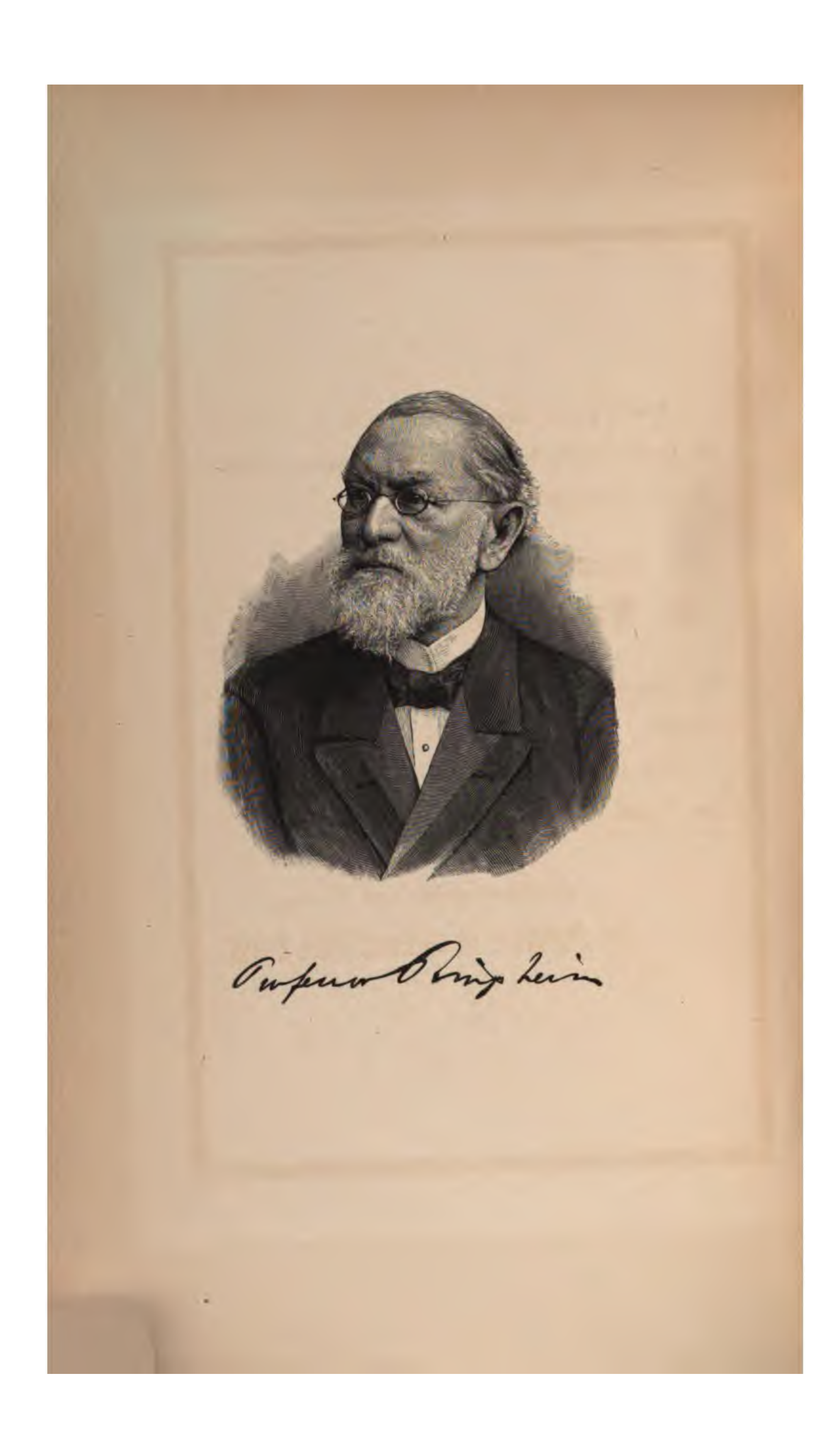

LELAND STANFORD JUNIOR
LIBRARY
UNIVERSITY.

Inhalt.



Verzeichniss der Tafeln.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.



[illegible] October d. J. verschied

[illegible] schwerem Leiden

[illegible]

[illegible] Professor

[illegible] Pringsheim,

[illegible] Zeit

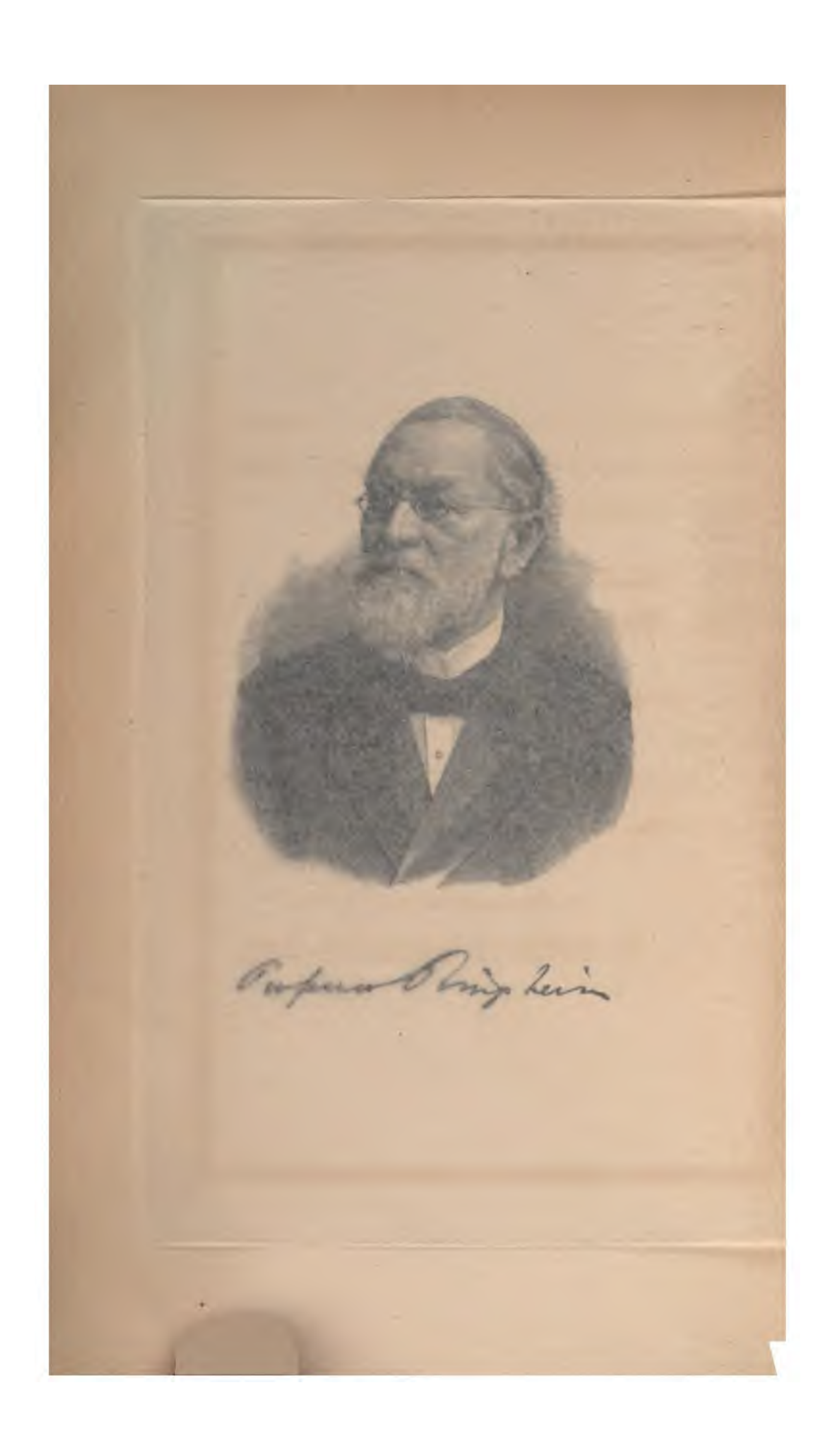
[illegible]

[illegible] Wissenschaft betrauern auf [illegible]

[illegible] Verlust.

[illegible] Herausgeber und Verleger

[illegible] wissenschaftliche Botanik.



Am Morgen des 6. Oktober d. J. verschied in Berlin nach kurzem, aber schweren Leiden im 71. Lebensjahre der

Geheime Regierungsrath Professor

Dr. Nathanael Pringsheim,

der Begründer und bisherige Leiter dieser Zeitschrift.

Wie die gesammte Wissenschaft betrauern auf das Tiefste diesen schweren Verlust

die Herausgeber und Verleger

der Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik.



Untersuchungen über Bakterien.

Von

Alfred Fischer.

Mit Tafel I—V.

I. Theil. Neue Beobachtungen über Plasmolyse der Bakterien.

Da meine im Jahre 1891 erschienene Mittheilung über die Plasmolyse der Bakterien[1]) bei den Bakteriologen nicht die Beachtung gefunden zu haben scheint, die ich gewünscht hätte, so sollen im Folgenden, zugleich als Ergänzung und Erweiterung meiner ersten Arbeit, neue Beobachtungen über die Plasmolyse mitgetheilt werden. Diese hat nicht nur für die Methodik der Bakterienforschung einen grossen Werth, sondern auch für die Erkenntniss des feineren Baues der winzigen Bakterienzelle. Gerade in dieser Beziehung sind die Folgerungen, die ich gezogen hatte, auf grossen Widerstand gestossen und haben sich gegenüber der durch Bütschli's Autorität empfohlenen und gestützten Auffassung, die ich bekämpfte, keine Anhänger erwerben können. Die meisten Bakteriologen huldigen wohl jetzt der Ansicht Bütschli's, dass die Zelle wenigstens der kleineren und kleinsten Bakterien nur aus einer Haut und einem, den ganzen Inhalt bildenden Zellkern (Bütschli's Centralkörper) bestehe, ausser diesem aber Zellprotoplasma (Cytoplasma) gar nicht oder nur in verschwindender Menge enthalte. Dagegen hatte ich in meiner Arbeit gezeigt, dass die starken Contractionen des plasmolysirten Inhaltes mit einer solchen Auffassung nicht vereinbar

1) Berichte der königl. sächs. Ges. d. Wissensch., math.-physik. Klasse, 1891, p. 52.

wären, sondern darauf hinwiesen, dass die Bakterienzelle nur einen mehr oder weniger dicken Wandbeleg von Protoplasma und im Uebrigen Zellsaft enthalten müsste, ihr Bau also mit dem der Pflanzenzelle übereinstimmte.

Bütschli[1]) hat meine Einwände für nichtig erklärt und hält an seiner Ansicht fest, die durch neue Beobachtungen zu widerlegen ich nunmehr verpflichtet bin. Ausdrücklich hebe ich hervor, dass nur die Zellen der Bakterien, nicht auch diejenigen der Cyanophyceen behandelt werden sollen.

I. Präparations-Plasmolyse.

In der bereits citirten Arbeit habe ich[2]) es als sehr wahrscheinlich bezeichnet, dass schon während des Eintrocknens auf dem Deckglas Bakterien gelegentlich plasmolysirt werden. Neue Beobachtungen haben ergeben, dass diese „Präparations-Plasmolyse" sehr oft und leicht eintritt. Um ihre Entstehung unmittelbar zu sehen, braucht man nur das Eintrocknen eines hängenden Tropfens unter dem Mikroskop zu verfolgen. Hierbei wolle man aber berücksichtigen, dass nur unter gewissen Bedingungen die erwartete Contraction scharf hervortreten wird, nur dann, wenn die betreffenden Bakterien leicht und deutlich plasmolysirbar sind und der verdunstende Tropfen einen gewissen Salzgehalt besitzt. Die erste Bedingung erfüllen alle gestreckten Bakterienzellen, gleichviel ob sie gerade oder gekrümmt sind, also alle Bacillen, Vibrionen und Spirillen, ebenso die Fadenbakterien. Den Coccaceen und sehr kurzen, fast kugeligen Stäbchen, z. B. dem Bacillus subtilis, fehlt die Eigenschaft, in schwachen Salzlösungen ihren Inhalt zu contrahiren, keineswegs, nur wird die Plasmolyse hier nicht so auffällig wie bei den gestreckten Zellen. Die andere Bedingung für den Eintritt der Präparations-Plasmolyse, ein gewisser Salzgehalt des eintrocknenden Tropfens, ist gleichfalls bei der üblichen Herstellungsweise der Ausstrichpräparate erfüllt. Die

1) Untersuchungen über mikrosk. Schäume und das Protoplasma, 1892, p. 75 f.

2) l. c., p. 56.

gebräuchlichsten Nährböden für pathogene Bakterien (Bouillon oder Bouillonagar etc.) enthalten stets ziemlich viel Salze, mindestens $^1/_2$—1 %. Da es üblich ist, die den Kulturen entnommenen Proben unmittelbar auf dem Deckglas breitzustreichen, so ist es selbstverständlich, dass die Bakterien in einer $^1/_2$—1 procentigen Salzlösung eintrocknen und den Wirkungen der bei der Verdunstung steigenden Concentration ausgesetzt sind, d. h. sie müssen plasmolysirt werden und trocknen in diesem Zustande ein. Aber auch wenn man die Proben, wie wohl auch oft geschieht, erst in einem Wassertröpfchen aufschwemmt, so vermeidet man doch gewöhnlich eine stärkere Verdünnung, um nicht „zu wenig“ Bakterien in das Präparat zu bekommen. Auch jetzt enthält der ausgestrichene Tropfen noch genug Salz, um während des Eintrocknens zu plasmolysiren. Zur weiteren Begründung dieser Kritik der allgemein benutzten und nicht weiter beanstandeten Präparationsmethode mögen noch folgende Beobachtungen dienen. Zunächst war festzustellen, ob bei sehr starker Verdünnung der Bakterienproben keine Präparations-Plasmolyse mehr eintritt. Es wurden deshalb sehr geringe Mengen des Agarbeleges von Choleravibrionen, Typhusbacillen und einem fluorescirenden Bacillus in grosse Mengen Wasser, in 10 und 20 ccm destillirten Wassers, eingetragen und durch längeres Rühren darin fein vertheilt. Von dieser Aufschwemmung, die nur noch Spuren von Substratsalzen enthalten konnte, wurden Ausstrichpräparate angefertigt. Die Tröpfchen trockneten ein, ohne einen deutlichen Anflug ausgeschiedenen Salzes zu hinterlassen, es war überhaupt kaum noch die Stelle zu sehen, wo der Tropfen sich befunden hatte. Solche Präparate, mit alkoholischer Fuchsinlösung gefärbt, enthalten vorwiegend vollkommen homogene Bakterien, ganz fehlen aber solche, deren Inhalt verändert ist, nicht. Die Contractionen sind aber gering, oft sehr gering und unterscheiden sich wesentlich von der durch Salzlösungen hervorgerufenen scharfen Plasmolyse. Die schwachen Schrumpfungen des Inhaltes erklären sich als einfache Begleiterscheinungen des Eintrocknens.

Nachdem dies festgestellt war, wurde versucht, den niedrigsten Salzgehalt zu bestimmen, der zur Präparations-Plasmolyse eben noch genügt. Hierbei ist zunächst die Salzmenge zu berück-

sichtigen, die durch die Kulturprobe den Tropfen noch zugeführt wird. Wenn man auf einem Objectträger oder in einem Uhrschälchen die Vermischung der Bakterien mit der zu prüfenden Lösung vornimmt, kann man je nach Belieben diese Fehlerquelle möglichst beseitigen. Ich habe zwei vergleichende Versuche mit Typhusbacillen ausgeführt. Wegen des Kochsalzgehaltes der üblichen Nährböden wurden Kochsalzlösungen geprüft und zwar 0,25, 0,125, 0,05, 0,025 und 0,01 %.

Die Salzlösungen wurden mit einem Glasstab auf den Objectträger aufgetragen, in einer Versuchsreihe fünf Tropfen, in einer zweiten 20 Tropfen. Nachdem die Bakterien verrieben waren, wurden Ausstrichpräparate hergestellt. Bei der schwächeren Verdünnung der Bakterien (fünf Tropfen Salzlösung) war in allen Lösungen allgemeine und starke Plasmolyse eingetreten. Eine in demselben Verhältniss mit Wasser aufgeschwemmte Probe ergab im Innern des eingetrockneten Tropfens vorwiegend homogene, nicht plasmolysirte Individuen, am Rande waren auch sehr viele homogen, viele aber schön plasmolysirt. Es folgt hieraus, dass die Verdünnung noch zu gering und aus der Kultur noch so viel Salz mit übergegangen war, um beim Verdunsten zu plasmolysiren, wenigstens am Rande des Tropfens, wo ja beim Eintrocknen die Concentration am schnellsten steigt.

Selbst bei einer Verdünnung mit 20 Tropfen Wasser bleibt noch genügendes Salz des Substrates übrig, um am Tropfenrande vereinzelte zu plasmolysiren, die meisten waren allerdings jetzt homogen oder zeigten nur jene Schrumpfungen des Inhaltes, die eben als Folge des Eintrocknens gekennzeichnet wurden. Gegenüber dem schwächer, nur mit fünf Tropfen Wassers verdünnten Präparate war ein grosser Unterschied bemerkbar, das Ueberwiegen homogen gebliebener fiel sofort auf. Aehnlich sahen die mit 0,01—0,25 % Kochsalz stark verdünnten Präparate aus, nur nahm mit steigendem Salzgehalt auch die Menge der plasmolysirten Individuen zu. Wiederum lagen diese besonders am Rande eingetrockneten Tropfens und an einigen inselartigen Stellen wo aus hier nicht weiter zu besprechenden Gründen ng schneller verlaufen, der feine Hauch ausgeschie- lle besonders deutlich war. Jedenfalls genügen ngen, um zu zeigen, dass die übliche Her-

stellungsweise der Ausstrichpräparate scharfe Plasmolyse herbeiführen muss. Ebenso wie die gewöhnlichen Nährböden enthalten auch Blut, Eiter, Sputum etc. genügende Salzmengen für die Präparations-Plasmolyse.

Bei Spirillum Undula, Bacillus fluorescens longus, Bacillus Solmsii und einem nicht näher bestimmten Fäulnissbacillus habe ich das Eintrocknen von Hängetropfen und den Eintritt der Präparations-Plasmolyse unmittelbar beobachtet. In allen diesen Fällen enthielt der verdunstende Tropfen eine nicht näher bestimmte, aber jedenfalls nur geringe Menge osmotisch wirkender Substanz, denn Bacillus fluorescens war einem Agarbeleg entnommen und in Wasser übertragen, die anderen Bakterien wurden in dem fauligen Wasser beobachtet, in dem sie sich entwickelt hatten. Nach dem Eintrocknen war nur ein sehr zarter Anflug ausgeschiedenen Salzes am Rande und an einigen inselartig eingestreuten Stellen zu bemerken. Die ursprünglich homogenen Bakterien gelangen theils durch ihre eigene Bewegung, theils mitgerissen von der nach dem Tropfenrande gerichteten Strömung in dessen Nähe, wo in Folge lebhafterer Verdunstung eine Steigerung der Concentration eingetreten ist. Sobald die Bakterien in diese Zone gelangen, verlieren sie ihr homogenes Aussehen, ihr Inhalt contrahirt sich zu einem oder zwei, oder bei grösserer Länge zu mehreren, meist ungleich grossen, glänzenden Theilen. Die Bakterien sind jetzt plasmolysirt und trocknen schliesslich so ein. Nicht immer wird eine durch das Eintrocknen fixirte Plasmolyse auch nach der Färbung noch sichtbar sein, es hängt dies zum Theil von dem Lösungsmittel des Farbstoffes ab. Wässerige Lösungen von Anilinfarben rufen oft eine Verquellung des contrahirten Protoplasmas hervor, so dass sich die Plasmolyse mehr oder weniger wieder ausgleicht, oft vollständig verschwindet. Alkoholische Lösungen aber, z. B. gewöhnliche alkoholische Fuchsinlösung oder Ziel'sches Carbolfuchsin, ferner Delafield'sches Hämatoxylin, kurz alle Lösungen, die eine Aufquellung des todten Protoplasmas nicht herbeiführen, werden auch die Präparations-Plasmolyse gar nicht oder doch nur theilweise verwischen. Näheres hierüber wolle man im dritten Capitel nachlesen. Wie oft solche Präparations-Plasmolyse schon beobachtet, aber missgedeutet worden ist, könnte durch zahlreiche Beispiele

aus der Literatur belegt werden. Nur einige wenige solche Fälle sollen kurz erwähnt werden.

So gründet sich das von de Toni und Trevisan[1]) aufgestellte Genus Pasteurella, zu dem auch die Bacillen der Kaninchenseptikämie und der Hühnercholera gehören, lediglich auf solche Präparations-Plasmolyse; desgleichen die Gattung Dicoccia derselben Autoren[2]), die eine von Flügge[3]) beschriebene, plasmolysirte Bakterie aus dem Zungenbeleg des Menschen enthält. Die bipolare Vertheilung und entsprechende Färbung des Inhaltes, die als Kennzeichen für diese beiden Gattungen dient, beruht auf Präparations-Plasmolyse.

Vor kurzer Zeit hat Rahmer[4]) ein „neues Tinctionsphänomen" des Cholerabacillus beschrieben, das gleichfalls nur einer Präparations-Plasmolyse seine Entstehung verdankt. Rahmer schildert, dass die Kommabacillen an einem oder an beiden Polen ein stark gefärbtes „Korn" besassen und statt des Protoplasmas eine „leere Stelle". Auch beim Finkler-Prior'schen Vibrio hat er die gleiche Erscheinung beobachtet. Dass dieser letztere sehr leicht plasmolysirbar ist und seinen Inhalt in zwei die Pole einnehmende Kügelchen durchschnürt, habe ich schon in meiner ersten Arbeit beschrieben und abgebildet[5]). An dem Koch'schen Kommabacillus habe ich bei meinen neuen Untersuchungen sehr schöne Präparations-Plasmolyse gesehen. Rahmer entnahm die Bakterien einer Agarkultur und schwemmte in Wasser auf, sehr stark aber wird die Verdünnung nicht gewesen sein, denn er redet davon, dass die Bakterien in dichten Haufen beisammen lagen. Da zum Färben Ziel'sches Carbolfuchsin angewendet wurde, so waren alle Bedingungen für den Eintritt und die Erhaltung der Präparations-Plasmolyse gegeben.

Auf dieselbe Ursache ist auch die Inhaltsbeschaffenheit gefärbter Milzbrandbacillen zurückzuführen. Lebende Fäden sind aus vollständig homogenen Gliedern aufgebaut, plasmolysirt man, so weicht der Inhalt etwas von den Enden und den Flanken

---

1) In Saccardo, Sylloge Fungorum, VIII, p. 994.
2) l. c., p. 1034.
3) Mikroorganismen, p. 258.
4) Bakt. Centralblatt, 1893, XIII, p. 786.
5) l. c., p. 58, Fig. 1b.

zurück, ohne so tiefe Durchschnürungen zu erfahren, wie bei anderen Bakterien. Es entstehen jene für Ausstrichpräparate des Milzbrandes als charakteristisch beschriebenen, „Bambusgliedern"[1]) ähnlichen Umrisse des Inhaltes.

Auch die Tuberkelbacillen scheinen leicht der Präparations-Plasmolyse zu unterliegen, denn die oft beschriebenen stärker gefärbten Kügelchen sind weiter nichts als contrahirtes Protoplasma[2]). Auch in Fränkel-Pfeiffer's Atlas (Taf. XXIX, Fig. 59; Taf. XXXII, Fig. 69) ist eine solche Präparations-Plasmolyse der Tuberkelbacillen aus Sputum dargestellt. Die Autoren vermögen über die Ursache der ungleichmässigen Färbung keine Auskunft zu geben; Präparations-Plasmolyse erklärt die Erscheinung ohne Weiteres.

Eine deutliche Präparations-Plasmolyse lassen ferner in dem genannten Atlas folgende Abbildungen erkennen: Taf. XLI, Fig. 83 (Diphtheriebacillen), Taf. XLVI, Fig. 95 (Choleravibrio), Taf. L, Fig. 103 (Vibrio Metschnikoff), Taf. LXVII, Fig. 136 (Hühnercholera). Alle diese Abbildungen sind nach Ausstrichpräparaten entworfen und zeigen in dem Gesichtsfelde soviel Bakterien, dass wohl gar keine oder nur eine schwache Verdünnung mit Wasser vorgenommen worden sein konnte. Hieraus folgt aber, dass aus der Kultur oder dem Blut genügende Salzmengen mit übertragen wurden, um beim Eintrocknen Präparations-Plasmolyse hervorzurufen.

Niemals habe ich beim Bacillus subtilis, obgleich viele Hunderte von Präparaten durch meine Hände gingen, eine deutliche Präparations-Plasmolyse gefunden. Es muss dieser Umstand besonders hervorgehoben werden, weil die genannte Bakterie leicht zur Controle meiner Angaben benutzt werden und durch ihr Verhalten Verdacht gegen deren Zuverlässigkeit erwecken könnte. Die Erklärung für diese scheinbare Ausnahme wolle man im vierten Capitel dieses Theiles nachlesen. Dagegen unterliegt der Bacillus cyanogenus (blaue Milch) nach meiner Erfahrung sehr leicht der Präparations-Plasmolyse, die wohl Neelsen[3]) irrthüm-

1) Fränkel-Pfeiffer, Atlas, Taf. XVI, Fig. 31 und Erklärung, und z. B. auch Flügge, Mikroorganismen, p. 186, Fig. 62.

2) Vergleiche die Zusammenfassung über solche Bildungen bei Czaplewski, Die Untersuchung des Auswurfes auf Tuberkelbacillen, 1891, p. 51 f.

3) Cohn's Beitr. z. Biologie, III, p. 232.

licher Weise als Sporenbildung gedeutet hat. Dass die ungefärbten protoplasmaleeren Stellen auch bei anderen plasmolysirten Bakterien oft als Sporen angesprochen worden sind, habe ich schon in meiner ersten Mittheilung erwähnt. Die Autoren bemerken in solchen Fällen regelmässig, dass wahrscheinlich Sporen gebildet werden, dass aber die specifischen Methoden der Sporenfärbung versagen, was ja bei leeren Stellen nicht zu verwundern ist.

II. Rückgang der Plasmolyse.

Plasmolysirte Zellen höherer Pflanzen oder gewisser Algen und von Schimmelpilzen verhalten sich, wenn sie in der wasserentziehenden Lösung liegen gelassen werden, nicht immer gleich. Nach den bekannten Untersuchungen von de Vries geht unter solchen Umständen die Plasmolyse nicht wieder zurück, da die Plasmahaut für die gelösten Stoffe (Zucker, Neutralsalze) undurchlässig und andererseits die Zelle selbst nicht im Stande ist, soviel osmotisch wirkende Substanz zu produciren, um den Protoplasten wieder auszudehnen. So fand z. B. de Vries[1]), dass auch nach 5 Stunden langem Verweilen in einer 7procentigen Salpeterlösung noch alle Zellen halbirter Ausläufer von Fragaria, gespaltener Blüthenstiele von Cephalaria und Froelichia vollständig plasmolysirt waren. Derselbe Autor[2]) konnte auch kein Zurückgehen der Plasmolyse beobachten, als er Schnitte von rothen Rüben in Lösungen von Zucker oder neutralen Salzen längere Zeit liegen liess. Zu gleichen Ergebnissen gelangte Klebs[3]) als er Süsswasseralgen, Moose, Farnprothallien, Blätter von Elodea in Zuckerlösungen plasmolysirte und ihr weiteres Schicksal in diesen verfolgte. Die contrahirten Protoplasten dehnten sich nicht wieder aus, sondern schieden auf ihrer Oberfläche eine neue Cellulosemembran ab.

Ein entgegengesetztes Verhalten wurde von Janse[4]) an einer Meeresalge (Chaetomorpha) und einer Spirogyra festgestellt. Schon

1) Mechanische Ursachen der Zellstreckung, p. 67.
2) Nach Pfeffer, Pflanzenphysiol. I, p. 45.
3) Untersuchungen aus d. bot. Instit. zu Tübingen, II, p. 500.
4) Botan. Centralbl., XXXII, p. 21.

innerhalb einer Stunde legten sich die geschrumpften Protoplasten von Chaetomorphafäden, die in plasmolysirende Lösungen von Kalisalpeter, Chlornatrium eingelegt waren, wieder der Zellwand an, die Plasmolyse verschwand. In zwei Stunden hatten die Algenzellen auch in Rohrzuckerlösungen wieder ihre ursprüngliche Beschaffenheit angenommen. Ebenso, nur etwas langsamer, während einiger Stunden, verschwand auch bei Spirogyra nitida in Kalisalpeter, Chlornatrium und Rohrzucker die Plasmolyse wieder. Janse vermochte auch den Kalisalpeter, der in diesem Falle durch die Plasmahaut hindurchgedrungen war, im Zellsafte nachzuweisen.

Ebenso sah Wieler[1]) bei Keimpflanzen von Phaseolus, Vicia, Helianthus in Lösungen von Rohrzucker oder Salpeter die Plasmolyse wieder verschwinden und zwar dadurch, dass die gelösten Stoffe in die Zellen eindrangen und zur Steigerung des hier herrschenden Druckes beitrugen. Eschenhagen[2]) dagegen konnte sich nicht davon überzeugen, dass der Gewinn an Turgorkraft, den Schimmelpilze in hoch concentrirten Zucker- oder Salzlösungen erfahren, auf einem Eindrigen dieser beruht, sondern nimmt an, dass die Pilzzellen selbst geeignete Stoffe in Lösung überführen.

Auf Grund der so entgegengesetzten Erfahrungen konnte man nicht voraussehen, wie die Bakterien bei längerem Aufenthalt in plasmolysirenden Lösungen sich verhalten würden. Gewisse Beobachtungen, die ich über die Durchlässigkeit der Haut der Bakterienzelle früher angestellt hatte, legten allerdings die Vermuthung nahe, dass auch Salzlösungen langsam durch die Zellhaut eindringen würden. Wie sie sich der Plasmahaut gegenüber verhalten würden, war in meiner letzten Mittheilung unentschieden gelassen worden.

1. Spirillum Undula und Cladothrix dichotoma.

Die ersten Untersuchungen wurden mit Spirillum Undula und Cladothrix dichotoma ausgeführt, die leicht gemeinschaftlich und

1) Plasmolytische Versuche mit unverletzten Pflanzen. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch., V, p. 375.

2) Ueber den Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration etc. auf Schimmelpilze. Leipziger Dissert. 1889.

in grossen Mengen, wenn auch nicht in Reinkulturen, zu haben sind. Beide Bakterien eignen sich wegen ihrer Grösse und der leichten Wahrnehmbarkeit der Plasmolyse besonders zu solchen Versuchen. Auf das höchst merkwürdige Verhalten der Bewegung und der Geisseln bei der Plasmolyse wird das 1. Kapitel des II. Theiles eingehen. Zunächst handelt es sich nur um den Protoplasten.

I. Eine erste Reihe von Beobachtungen wurde so ausgeführt, dass in einem kleinen hängenden Tropfen der Salzlösung eine Spur der von Spirillum und Cladothrix übervölkerten Haut, die auf fauligem Wasser sich entwickelt hatte, gebracht wurde. Das Präparat wurde sofort mit Oelimmersion, schon $^1/_2$ bis höchstens eine Minute nach der Vermischung der Bakterien mit der Salzlösung, betrachtet.

0,5 % KNO_3, vermischt 2 h. 45, beobachtet 2 h. 46, 16. II. 94. Keine Spur von Plasmolyse, weder bei Spirillen, noch bei Cladothrix; auch 3 h. 2, 3 h. 24, 3 h. 46 und 6 h. 15 keine Plasmolyse.

1 % KNO_3, vermischt 3 h. 12, beobachtet 3 h. 13, 16. II. 94. Keine scharfe Plasmolyse, viele Spirillen und auch einige Fäden oder einzelne Glieder der Cladothrix zeigen schwache Anfänge der Contraktion, die meisten sind homogen. Schon nach 1—2 Minuten begann die schwache Plasmolyse wieder zurückzugehen, 3 h. 25 war keine mehr zu sehen.

2 % KNO_3, vermischt 3 h. 16, beobachtet 3 h. 16$^1/_2$, 19. II. 94. Sogleich allgemeine, starke Plasmolyse aller Spirillen und Cladothrixfäden, ganz vereinzelte Ausnahmen sind natürlich abzurechnen. Um 3 h. 20 beginnt an vielen Spirillen und an ganzen Fäden oder einzelnen Gliedern der Cladothrix der Rückgang der Plasmolyse. Um 3 h. 35 sind die meisten Spirillen wieder homogen, vereinzelte nicht selten noch plasmolysirt; bei Cladothrix geht die Plasmolyse etwas langsamer zurück. Um 4 h. 20 noch wie 3 h. 35. Am 20. II. 10 h. Vormittag, also ungefähr 19 Stunden nach der Vermischung waren fast alle Spirillen wieder homogen, nur noch sehr vereinzelt und selten findet sich noch ein plasmolysirtes. Die Cladothrixfäden sind theilweise noch stark plasmolysirt, theilweise vollständig homogen. Das Ergebniss ist, dass

bei den meisten Spirillen ca. 20 Minuten nach dem Vermischen die Plasmolyse wieder verschwunden ist, Cladothrix dagegen langsamer, und betreffs der einzelnen Glieder desselben Fadens sehr ungleichmässig wieder homogen wird.

2,5 % KNO_3, vermischt 11 h. 51½, beobachtet 11 h. 52, 17. II. 94. Alle Spirillen waren sofort stark plasmolysirt. Schon 11 h. 58 geht an vielen die Plasmolyse zurück, um 12 h. 2 ist sie ungefähr bei der Hälfte verschwunden. Weitere Untersuchung um 12 h. 8, 12 h. 20, 12 h. 27, 12 h. 37 ergab, dass die Plasmolyse langsam abnahm, langsamer als bei 2 % KNO_3; 12 h. 37 waren immer noch zahlreiche Spirillen plasmolysirt, die meisten waren homogen. Um 1 h. 20, also 1½ Stunde nach dem Vermischen fanden sich noch viele plasmolysirte Spirillen.

In einem anderen Falle ging bei 2,5 % KNO_3 die Plasmolyse viel schneller, in einem dritten noch etwas langsamer, aber doch noch, ganz vereinzelte Individuen abgerechnet, in zwei Stunden zurück.

5 % KNO_3, vermischt 12 h. 10, beobachtet 12 h. 11, 17. II. 94. Alle Spirillen sofort wundervoll plasmolysirt, bereits 12 h. 15 beginnt an vielen die Ausgleichung, 12 h. 17 ist sie fast allgemein. Um 12 h. 24, also 14 Minuten nach dem Vermischen war die Plasmolyse, ganz vereinzelte Spirillen abgerechnet, verschwunden.

Bei einer anderen Beobachtung begann schon 3 Minuten nach dem Vermischen die Wiederausdehnung der Protoplasten, nach 7 Minuten waren die meisten, nach 11 Minuten alle Spirillen wieder homogen.

7,5 % KNO_3, vermischt 12 h. 30, beobachtet 12 h. 30½, 19. II. 94. Sofort sind alle Spirillen plasmolysirt, schon nach 3—4 Minuten werden sie wieder homogen.

10 % KNO_3, vermischt 12 h., beobachtet 12 h. ½, 19. II. 94. Alle Spirillen und alle Cladothrixfäden sind stark plasmolysirt. Schon nach ½—1 Minute geht in manchen Cladothrixfäden oder einzelnen ihrer Glieder die Plasmolyse zurück, nach 3—4 Minuten werden auch die Spirillen wieder homogen. Um 12 h. 20 ist keine Plasmolyse mehr zu sehen.

1,25 % $NaCl$ (= 2,1 % KNO_3), vermischt 5 h. 29, beobachtet 5 h. 29½, 19. II. 94. Alle Spirillen und alle Cladothrixfäden

sofort stark plasmolysirt. Ganz vereinzelte Glieder von Cladothrix werden schon 5 h. 32 wieder homogen, während die Spirillen alle noch plasmolysirt sind; derselbe Zustand herrscht auch noch 5 h. 37. Um 5 h. 45, also 16 Minuten nach dem Vermischen sind viele Spirillen und viele Cladothrixfäden wieder homogen, viele von beiden aber auch noch plasmolysirt; auch um 6 h. ist die Plasmolyse vielleicht erst bei der Hälfte aller Spirillen und Cladothrix zurückgegangen. Am andern Tage, 10 h., also nach 16½ Stunden waren alle Spirillen wieder homogen, ebenso die meisten Cladothrixfäden, einige von ihnen aber oder einzelne Glieder in sonst homogenen Fäden waren noch plasmolysirt. In einem zweiten Versuch mit 1,25 NaCl war vermischt 4 h. 27, beobachtet 4 h. 27½; alle Spirillen und alle Cladothrix sofort stark plasmolysirt. Schon nach 2—3 Minuten ging bei letzteren die Plasmolyse vielfach zurück, 4 h. 38 waren viele Cladothrixfäden wieder homogen, die meisten Spirillen noch plasmolysirt. Um 5 h., also nach 33 Minuten, hatte sich der Protoplast der meisten Spirillen wieder ausgedehnt, viele Cladothrixfäden waren noch plasmolysirt.

0,75% NH_4Cl (= 1,4% KNO_3), vermischt 5 h. 11, beobachtet 5 h. 11½ 26. II. 94. Sofort alle Spirillen und Cladotrichen plasmolysirt, letztere oft nicht sehr tief, nur schwach. 5 h. 17 beginnt an einzelnen Individuen beider Bakterienarten eine Wiederausdehnung der Protoplasten; Plasmolyse herrscht aber noch vor. Aehnlich war der Zustand auch noch 5 h. 28, nur hatte die Zahl wieder homogen gewordener deutlich zugenommen.

1% NH_4Cl (= 1,9% KNO_3), vermischt 4 h. 15, beobachtet 4 h. 15½, 26. II. 94. Sofort beide Bakterien plasmolysirt. Schon 4 h. 24 werden viele Cladothrix wieder homogen, desgleichen einzelne Spirillen. Eine schwache Zunahme homogener Individuen liess sich feststellen um 4 h. 34, 5 h. 7, 5 h. 30, aber auch jetzt noch waren mehr plasmolysirte als homogene vorhanden; es mochte vielleicht ¼—⅓ aller Individuen wieder homogen geworden sein.

5% NH_4Cl (= 9,5% KNO_3), vermischt 3 h. 47½, beobachtet 3 h. 48, 26. II. 94. Sofort alles plasmolysirt; schon 3 h. 50 beginnt bei einigen Spirillen und Cladothrix die Wieder-

ausdehnung der Protoplasten. Um 3 h. 59 deutliche Zunahme homogener Individuen, die meisten aber noch plasmolysirt; dagegen waren um 4 h. 20 die meisten Spirillen und Cladotrichen wieder homogen, um 4 h. 48, also nach einer Stunde, musste man lange suchen, um noch ein plasmolysirtes Spirillum zu finden, Cladothrix war etwas zurückgeblieben. Um 5 h. 33 ähnlicher Zustand, nur jetzt auch Cladothrix bis auf wenige Fäden homogen. Am andern Morgen, 27. II., 10 h., also nach ca. 18 Stunden, war bei allen Cladothrixfäden die Plasmolyse verschwunden.

5 % Rohrzucker (= 0,975 KNO_3), vermischt 2 h. 26½, beobachtet 2 h. 27, 26. II. Die meisten Spirillen und Cladothrix gar nicht plasmolysirt, dazwischen finden sich auch plasmolysirte zwar vereinzelt aber nicht selten, oft nur mit schwacher Contraction. Um 3 h. 7 sind plasmolysirte Spirillen nur noch ganz vereinzelt zu sehen, Cladothrix etwas häufiger. Auch von ihnen waren um 4 h. 40 die meisten wieder homogen, desgleichen alle Spirillen; 5 h. 40 derselbe Zustand. Am andern Morgen, 27. II., 10 h., war auch bei Cladothrix bis auf sehr vereinzelte Glieder oder Fäden die Plasmolyse verschwunden.

7,5 % Rohrzucker (= 1,46 KNO_3), vermischt 2 h. 36, beobachtet 2 h. 36½, 26. II. 94. Alle Spirillen und Cladotrichen sofort scharf plasmolysirt; 2 h. 42—2 h. 44 beginnt bei beiden an einigen Individuen der Rückgang der Plasmolyse, die aber noch weitaus vorherrscht, derselbe Zustand 2 h. 48, 2 h. 52. Um 3 h. 2 deutliche Zunahme homogener Individuen, aber Plasmolyse noch vorherrschend; ähnliche Zustände 3 h. 27, 3 h. 40, 4 h. 40, 5 h. 40. Auch jetzt waren die meisten Spirillen und Cladothrix noch plasmolysirt, etwas weniger als die Hälfte war schätzungsweise wieder homogen.

10 % Rohrzucker (= 1,95 KNO_3), vermischt 11 h. 57½, beobachtet 11 h. 58, 26. II. 94. Sofort alle scharf plasmolysirt; 12 h. 4 sehr vereinzelte Spirillen und Cladothrixglieder wieder homogen, bis 12 h. 12 langsame Zunahme solcher, aber die meisten noch plasmolysirt, ähnlich 12 h. 30. Um 2 h. 30 waren immer noch sehr viele Individuen beider Bakterien plasmolysirt, viele auch bereits wieder homogen.

15 % Rohrzucker (= 2,9 KNO_3), vermischt 3 h. 10, beobachtet 3 h. 10½, 26. II. 94. Sofort beide Bakterien plasmolysirt; 3 h. 24 ganz vereinzelte wieder homogen, ähnliche Zustände um 3 h. 42, 4 h. 38, 5 h. 35, die Plasmolyse ist noch nicht merklich zurückgegangen. Der Gesammteindruck des Präparates ist allgemeine Plasmolyse. Auch am andern Morgen, 10 h., hatte sie keine merkliche Abnahme erfahren.

30 % Rohrzucker (= 5,8 KNO_3), vermischt 11 h. 35½, beobachtet 11 h. 36, 26. II. 94. Alle Spirillen und Cladotrichen sofort scharf plasmolysirt; ganz vereinzelte Glieder von Cladothrix werden bereits 11 h. 42 wieder homogen, sonst alles unverändert plasmolysirt; keine Veränderung 11 h. 47; 11 h. 50 sind homogene Glieder und Fäden von Cladothrix nicht mehr so selten wie vorher, desgleichen sind jetzt auch schon ziemlich viel Spirillen wieder homogen. Um 12 h. 8, also 32 Minuten nach dem Vermischen sind fast alle Spirillen und die grössere Hälfte der Cladotrichen wieder homogen; auch 12 h. 25 ist aber die Plasmolyse noch nicht vollständig verschwunden, es herrscht noch der gleiche Zustand wie 12 h. 8. Selbst um 3 h. 35, also 4 Stunden nach Beginn des Versuches, sind plasmolysirte Spirillen noch nicht selten, plasmolysirte Cladotrichen sogar noch häufig. Die Plasmolyse geht also in Zuckerlösungen viel langsamer zurück als in isotonischen oder sogar etwas schwächeren Salzlösungen, wie ein Vergleich mit 5 % KNO_3 lehrt, bei dem schon in 11 bis 14 Minuten alle Plasmolyse wieder verschwunden ist.

II. Zur Ergänzung mögen noch einige wenige Versuche mit gewöhnlichen Objectträgerpräparaten dienen, bei denen unter dem Deckglas fortwährend ein Strom der Salzlösung durchgesaugt wurde.

1,25 NaCl, Eintritt der Plasmolyse bei Cladothrix und Spirillen 10 h. 51. Schon 10 h. 53 werden viele Cladothrixfäden homogen, 11 h. ist die Plasmolyse in den meisten Spirillen und Cladothrix verschwunden.

2 KNO_3, Eintritt der Plasmolyse 10 h. 35; 10 h. 40 sind fast alle Cladothrixfäden wieder homogen, ebenso viele Spirillen; 10 h. 45 ist auch fast an ihnen allen die Plasmolyse verschwunden.

10 KNO_3, Eintritt der Plasmolyse bei Spirillen und Cladothrix 11 h. 23, allgemeiner Rückgang 11 h. 26, alles wieder homogen. Nunmehr wurde von 11 h. 29—11 h. 31 mit Wasser ausgewaschen, 11 h. 31 wieder Salzlösung durchgesaugt, 11 h. 32 herrschte wieder allgemeine Plasmolyse. In einem zweiten derartigen Versuch trat die erste Plasmolyse 11 h. 34 ein, Rückgang 11 h. 38—40, Auswaschen 11 h. 45—50, neue Salzlösung 11 h. 54, neue Plasmolyse 11 h. 55—56.

Aus den angeführten Versuchen ergiebt sich sonach ein sehr schneller Ausgleich der Plasmolyse, noch schneller als im Hängetropfen, was ja leicht verständlich ist, da durch das andauernde Durchsaugen von Salzlösung das Eindringen des Salzes in die Bakterien erleichtert und beschleunigt werden muss.

Vergleicht man das Verhalten bei verschiedenen Concentrationen der Lösungen, so ergeben sich sehr beachtenswerthe Unterschiede. Bei derjenigen niedrigsten Concentration (1,25 NaCl, 2 u. 2,5 KNO_3, 0,7 u. 1 % NH_4Cl), welche gerade noch augenblickliche, allgemeine Plasmolyse hervorruft, verschwindet diese im Hängetropfen bei einzelnen Individuen zwar auch schon nach 4—6 Minuten, eine allgemeinere Ausdehnung der Protoplasten tritt aber erst nach $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde wieder ein und selbst 1—2 Stunden nach dem Vermischen findet man noch vereinzelte plasmolysirte Individuen. Noch langsamer geht die Plasmolyse in entsprechenden Rohrzuckerlösungen zurück (10 u. 15 %). Schon bei 5 KNO_3 ist die Plasmolyse nach 5—7 Minuten bei den meisten, nach 11—16 Minuten bei allen Spirillen wieder verschwunden. Bei $7^1/_2$—10 % KNO_3 geht die Plasmolyse so schnell wieder zurück, dass schon nach 3—4 Minuten die meisten Spirillen und Cladothrixzellen wieder homogen sind. Langsamer ist der Rückgang bei 5 % NH_4Cl, viel langsamer in Rohrzucker (30 %).

Damit der Protoplast sich wieder ausdehne, muss der Innendruck der Zelle höher werden als der Druck der umgebenden Salzlösung. Das kann entweder dadurch geschehen, dass die Lösung durch Zell- und Plasmahaut leicht eindringt oder dass, bei gegebener Impermeabilität des Plasmas, in der Zelle Stoffe von hoher osmotischer Leistungsfähigkeit gelöst oder vielleicht gar erst gebildet werden. Wäre das letztere der Fall, so könnte die Plasmo-

lyse wohl kaum in wenigen Minuten schon verschwinden. Aber selbst abgesehen von diesem mehr beiläufigen Einwand, würde doch sicherlich die geringe Menge solcher Stoffe, welche eine Plasmolyse bei 1,25 NaCl, 2 oder 2,5 % KNO_3 wieder ausgleichen könnte, schneller entstehen müssen, als die grosse Menge, welche gegenüber dem hohen Drucke einer 5—10procentigen Salpeterlösung aufgeboten werden müsste. Es wäre also bei einer zelleigenen Drucksteigerung anzunehmen, dass die Plasmolyse in den dünnen Lösungen schneller als in den stärkeren zurückgehen würde. Gerade das Gegentheil lehrt aber die Beobachtung. Nimmt man dagegen an, dass die Salzlösung selbst eindringt, so ist das thatsächliche Verhalten leicht verständlich.

Aber vorausgesetzt, dass diese Schlussfolgerung nicht als einwandfrei befunden wird, so mag noch Folgendes hinzugefügt werden. Wenn die Bakterienzelle selbst durch Production geeigneter Stoffe ihren Druck in so kurzer Zeit und so energisch steigern könnte, so dürften doch diese Stoffe selbst nicht durch die Plasmahaut diosmiren, da es ja sonst nicht zu ihrer Ansammlung kommen könnte. Nun kann man aber, wie ein p. 15 geschilderter Versuch zeigt, in 10 % Salpeter wieder homogen gewordene Spirillen und Cladothrixfäden durch ein nur wenige Minuten andauerndes Auswaschen mit Wasser wieder in den plasmolysefähigen Zustand zurückversetzen. Wenn die Ausdehnung des Protoplastes nach der ersten Plasmolyse durch nicht diosmirende, von der Zelle erst gebildete oder in Lösung übergeführte Stoffe veranlasst worden wäre, so hätte man diese nicht auswaschen und schon nach wenigen Minuten eine neue Plasmolyse mit derselben Salzlösung wieder hervorrufen können. War nur diese eingedrungen, so ist es selbstverständlich, dass sie auch ebenso leicht wieder ausgewaschen werden konnte.

Aus allen diesen Beobachtungen ergiebt sich demnach, dass die Salzlösung selbst sehr leicht und schnell in die Bakterienzelle eindringt und dadurch den ungewöhnlich schnellen Rückgang der Plasmolyse hervorruft.

Würde der Druck durch die Zelle selbst, gewissermassen als Reizerscheinung, gesteigert, so müsste endlich in isotonischen Lösungen verschiedener Stoffe die Plasmolyse annähernd gleich schnell zurückgehen. Dies ist aber nicht der Fall, wie uns ein

Beispiel zeigen mag. In 5 % Salpeter verschwindet die Plasmolyse vollständig schon in 11—14 Minuten, in 10 % ist desgleichen nach 20 Minuten alle Plasmolyse wieder ausgeglichen. Dagegen geht in 5 % NH_4Cl (= 9 % KNO_3) erst nach einer Stunde die Plasmolyse annähernd vollständig zurück. In 30 % Rohrzucker (= 5,8 KNO_3) endlich ist ungefähr erst 32 Minuten nach dem Vermischen die Plasmolyse so weit wieder zurückgegangen, wie in 5 % KNO_3 schon in 3—7 Minuten. Der Zustand, der in der letztgenannten Lösung schon in 11—14 Minuten eintritt (vollständiger Rückgang der Plasmolyse aller Individuen), ist in 30 % Rohrzucker auch nach vier Stunden noch nicht erreicht. Dies ist doch nur so zu erklären, dass die verschiedenen Stoffe ungleich leicht durch die Plasmahaut einzudringen vermögen. Eine zelleigene Drucksteigerung müsste bei gleichem Aussendruck gleich schnell erfolgen, gleichviel ob dieser durch Kochsalz, Salpeter, Salmiak oder Rohrzucker hervorgerufen wird.

2. *Choleravibrionen.*

Zur Untersuchung lagen drei Vibrionen vor, der eine besass alle Eigenschaften des Koch'schen Kommabacillus, der zweite war ihm sehr ähnlich, aber etwas schlanker und weniger lebhaft in seiner Bewegung, den dritten erhielt ich als Vibrio Metschnikoff. Die Vibrionen wurden auf Pepton-Zucker-Agar kultivirt und 15—20 Stunden alt benutzt. Eine Spur des Beleges wurde in einen kleinen Tropfen der Salzlösung übertragen und in der feuchten Kammer sofort bei stärkster Vergrösserung beobachtet.

In 2,5 % Kalisalpeter verhielten sich alle drei Anfangs vollkommen gleich, es trat sofort allgemein wunderschöne Plasmolyse ein. Der Rückgang erfolgte aber bei den drei Arten nicht gleich schnell. Bei Metschnikoff's Vibrio begann schon 12 Minuten nach dem Vermischen die Wiederausdehnung des Protoplastes in vielen Individuen, nach einer Stunde waren alle wieder homogen. Der Koch'sche Vibrio begann etwas später, vielleicht 20 Minuten nach dem Vermischen, homogen zu werden, nach einer Stunde war auch hier in fast allen Individuen die Plasmolyse verschwunden. Am langsamsten ging sie in dem etwas schmächtigen Vibrio zurück, 1½ Stunde nach dem Vermischen waren auch

hier viele wieder homogen, plasmolysirte aber noch in Menge vorhanden. Es wurde nicht festgestellt, wie lange Zeit noch verstrich bis zum gänzlichen Rückgang der Plasmolyse. Immerhin sind die Unterschiede nur gering, bei allen drei Vibrionen drang jedenfalls die Salpeterlösung bald ein und gestattete dem Protoplast sich wieder auszudehnen.

Etwas ausführlicher wurde der Koch'sche Vibrio noch untersucht. In 5 % Salpeter trat selbstverständlich sofort allgemeine, scharfe Plasmolyse ein, nach einer halben Stunde begann der Rückgang, der nach einer Stunde vorherrschte. In 15 % Rohrzucker ist auch unmittelbar nach dem Vermischen alles stark plasmolysirt, schon nach 10 Minuten dehnen sich die Protoplasten vieler Individuen wieder aus, nach 37 Minuten waren alle wieder homogen.

Langsamer scheint 1,25 % Salmiak, der ebenfalls sofort prachtvoll plasmolysirt, einzudringen; eine schwache Ausgleichung der Contraction ist zwar schon 12 Minuten nach dem Vermischen bemerkbar, aber nach 48 Minuten sind die meisten Individuen noch schwach plasmolysirt.

Ausserordentlich permeabel ist der Kommabacillus für Kochsalz, das in 1,25 % oder 2 % angewendet, sofort scharf plasmolysirt. In beiden Lösungen beginnt aber schon nach drei Minuten die Plasmolyse zu verschwinden, nach 10—15 Minuten sind alle wieder homogen. Bei 10 % NaCl zeigt sich das gleiche Verhalten, nach 3½ Minuten dehnen sich viele Protoplasten wieder aus, nach 10 Minuten haben sich fast alle wieder der Wand angelegt.

3. *Typhusbacillus, Bacillus cyanogenus und Bac. fluorescens.*

Der Typhusbacillus verhält sich ähnlich wie die Choleravibrionen. In 1 % Salpeter und 7,5 % Rohrzucker contrahiren sich die Protoplasten noch nicht; in 2 % Salpeter tritt mässige, in 2½ % wundervolle, allgemeine Plasmolyse ein, sie geht in einer Stunde fast allgemein zurück. Mit 10 % Rohrzucker vermischt, lassen die Typhusbacillen zunächst nur eine schwache Plasmolyse erkennen, die aber in wenigen Minuten (3—5) sich zu typischer Schönheit steigert, um schon nach 10—15 Minuten

in vielen Individuen zurückzugehen; 35 Minuten nach dem Vermischen sind fast alle, 80 Minuten nach diesem alle wieder homogen. Ebenso wirkt 15 % Rohrzucker. Kochsalz $1^1/_4$ % ruft sofort eine allgemeine, in den ersten Minuten noch an Schärfe zunehmende Plasmolyse hervor, die nach 10—15 Minuten in vielen zwar verschwindet, in den meisten aber nach einer Stunde noch tadellos erhalten ist und in vereinzelten Individuen selbst nach sieben Stunden noch fortbesteht. Gegenüber dem Choleravibrio würde sich demnach der Typhusbacillus durch eine viel geringere Durchlässigkeit für Kochsalz auszeichnen.

Aehnlich ist das Verhalten zu Salmiak, der in 1,25 procentiger Lösung sofort eine, in den ersten Minuten noch sich steigernde, allgemeine Plasmolyse hervorruft. Vereinzelt schwindet diese schon nach 10—15 Minuten, ein allgemeiner Rückgang trat aber selbst nach einer Stunde noch nicht ein.

Der Bacillus der blauen Milch (Bacillus cyanogenus) wird in $2^1/_2$ % Salpeter noch nicht sehr scharf plasmolysirt, wohl aber in 5 %; nach 15 Minuten beginnt vielfach der Rückgang, der aber auch nach zwei Stunden noch nicht allgemein ist.

Ein Bacillus fluorescens (nicht der sonst oft in der Arbeit genannte Bacillus fluorescens longus) wird in 1,25 NaCl, das sofort die meisten plasmolysirt, nach 20—30 Minuten wieder homogen. Dagegen dringt Salpeter (5 %) viel langsamer ein, vereinzelte wurden zwar auch schon nach 15 Minuten wieder homogen, aber selbst nach $3^1/_2$ Stunden sind noch viele plasmolysirt.

Die Angaben über den Rückgang der Plasmolyse bei den auf Agar gezüchteten Bakterien (Cholera, Typhus, blaue Milch, Fluorescens) bedürfen noch einer kleinen Bemerkung. Es ist nämlich nicht gut möglich, nur wenige Individuen oder doch so wenige wie bei den Versuchen mit Spirillum in den Salztropfen zu bringen, so dass dieser von Bakterien gewöhnlich wimmelt. Gleichwohl tritt bei geeigneten Concentrationen (2,5 % Salpeter, 1,25 % NaCl, 1,25 % NH_4Cl, 15 % Rohrzucker) in allen den ungezählten Individuen augenblicklich oder nach 1—2 Minuten Plasmolyse ein. Die in der Lösung enthaltene Salzmenge, die

ja absolut keine grosse ist, befindet sich einer Unmenge winziger Bakterien, von denen jede als Absorptionspunkt wirken wird, gegenüber. Im Augenblick der Plasmolysirung ist nun jedenfalls sowohl der Innendruck als auch die Permeabilität des Protoplastes für das betreffende Salz nicht bei allen den ungezählten Individuen gleich gross. Die einen werden deshalb dem Salz schneller Zutritt gestatten als die anderen, die einen werden zum Ausgleich der Plasmolyse mehr Salz verlangen als die anderen. Bei der grossen Menge salzaufnehmender Körperchen wird nun aber die verfügbare Quantität Salz bald abnehmen, die Lösung wird dünner werden müssen. Diejenigen Bakterien, welche aus inneren Zuständen nicht sogleich so viel Salz aufnehmen konnten, um ihre Protoplasten wieder auszudehnen, werden deshalb später überhaupt nicht mehr genügendes Salz in der Lösung vorfinden. Die Folge wird sein, dass bei sehr vielen Individuen die Plasmolyse nicht mehr zurückgehen kann oder erst dann zurückgeht, wenn der Salzgehalt des Tropfens wieder zu dem des Agars herabgesunken ist. Für die Beurtheilung der Durchlässigkeit des Protoplastes ist dieser Umstand nicht zu vernachlässigen.

III. Eine neue Fixirungsmethode für plasmolysirte Bakterien.

In meiner ersten Mittheilung über die Plasmolyse der Bakterien habe ich zwei Methoden für die Fixirung angegeben. Die eine bestand darin, dass eben plasmolysirte Bakterien, die noch in der betreffenden Salzlösung sich befanden, mit $^1/_{10}$ concentrirter Milchsäure getödtet und dann mit wässerigen Anilinfarben gefärbt wurden. Ich habe diese Methode von Neuem geprüft und ihre Brauchbarkeit bestätigt gefunden. Unbequem ist dabei, dass man nicht sogleich Dauerpräparate erhält. Diesem Uebelstande suchte ich dadurch abzuhelfen, dass ich die Plasmolyse gleich auf dem Deckglas vornahm und die mit der Salzlösung eingetrockneten Bakterien mit alkoholischen Farbstofflösungen färbte. Ich empfahl früher eine 5procentige Kochsalzlösung und erhielt mit ihr auch meistens sehr gute Resultate. Auf Grund meiner neuen Beobachtungen über die Präparations-Plasmolyse und den

schnellen Rückgang der Plasmolyse in stärkeren Salzlösungen habe ich ein neues, wesentlich verbessertes Verfahren ausgearbeitet.

Da die Plasmolyse schnell sich ausgleicht, so durften die auf das Deckglas gebrachten Tropfen der Salzlösung nicht gross sein, damit sie eintrockneten, noch ehe der Protoplast sich wieder ausgedehnt hatte. Da ferner in schwachen, aber eine scharfe Contraction hervorrufenden Lösungen die Plasmolyse langsamer zurückgeht als in stärkeren, so waren letztere, also auch die früher empfohlene 5procentige Kochsalzlösung, zu verwerfen und viel schwächere Lösungen zu benutzen. Sie durften so schwach sein, dass sie zunächst gar keine Plasmolyse hervorrufen konnten, da ja beim Verdunsten des Tropfens die Concentration sich von selbst steigert und den für die Plasmolyse erforderlichen Grad erreicht.

Das neue Verfahren wird je nach dem Substrat, auf dem die Bakterien erwachsen waren, in nebensächlichen Punkten abzuändern sein. In stinkendem Wasser lebende Spirillen und Cladotrichen mische man gleich auf dem Deckgläschen mit einem kleinen Tropfen einer dünnen Salzlösung, entweder 0,5—1 % Kalisalpeter oder 0,25—0,5 % Kochsalz, oder 0,25—0,5 % Salmiak oder der isotonischen Lösung eines beliebigen anderen, nicht giftigen Neutralsalzes. Den Tropfen streiche man flach aus, so dass er in 3—10 Minuten eintrocknet. Man erhält auf diese Weise prachtvolle Präparate mit allgemeiner, scharfer Plasmolyse.

Bakterien, die in dichten Belegen auf Agar erwachsen sind, mische man, um nicht zuviel davon in das Präparat zu bekommen, mit einer grossen Menge Salzlösung auf dem Objectträger oder in einem Uhrschälchen und streiche dann erst ein kleines Tröpfchen auf dem Deckglas aus. Für Choleravibrionen, Typhusbacillen, Bacillen der blauen Milch und der Hühnercholera, für einen Bacillus fluorescens, die auf Agar (1 % Pepton, 1 % Zucker, 0,5 % Liebig'schen Fleischextract) gezüchtet waren, ergab folgende Methode stets die gewünschten Resultate.

Eine winzige Spur des Agarbeleges wurde auf einem Objectträger in 3—5 Tropfen einer schwachen Salzlösung (0,5—1 % Salpeter, 0,25—0,5 % Kochsalz) verrieben und dann sogleich ein

kleines Tröpfchen davon auf dem Deckglas ausgestrichen. Diese Methode ist für die Plasmolyse aller auf Agar verschiedenster Zusammensetzung kultivirten Bakterien anwendbar und sei hiermit empfohlen. Die auf das Deckglas zu übertragenden Tröpfchen nehme man nicht zu gross, eine kleine Platinöse voll, damit das Eintrocknen schnell (3—10 Minuten) erfolgt, und die Plasmolyse nicht vorher wieder zurückgeht.

Die angegebenen Concentrationen sind selbstverständlich nicht als Universalmittel zu betrachten, für die meisten Bakterien aber gerade recht. Man prüfe nöthigenfalls, bei welcher niedrigsten Concentration im hängenden Tropfen eben noch scharfe und allgemeine Plasmolyse eintritt und benutze $^1/_5$—$^2/_5$ so starke Lösung zur Plasmolysirung auf dem Deckglas, also bei $2^1/_2$ % Salpeter 0,5—1 %. Es empfiehlt sich, möglichst schwache Salzlösungen zu benutzen, damit nicht zuviel Salz ausgeschieden wird. Dieses stört nämlich die Färbung und beeinträchtigt auch durch die Abdrücke seiner Krystalle die Reinheit der Präparate.

Vor dem Färben kann man in üblicher Weise über der Flamme homogenisiren; die Bedenken, welche ich früher gegen dieses Verfahren aussprach, haben sich nicht bestätigt. Dagegen ist die Wahl der Farbstofflösung nicht gleichgültig. In Wasser gelöste Anilinfarben sind zu vermeiden, da sie leicht ein Aufquellen des todten Protoplasmas, eine Ausgleichung der Plasmolyse hervorrufen. Ausgezeichnete Dienste leisten die schon früher empfohlenen alkoholischen Lösungen, die Plasmolyse erhält sich stets wunderschön. Mit alkoholischer Fuchsinlösung sind auch die Präparate gefärbt, die in den Photogrammen 3, Taf. V (Spirillum Undula, 0,5 % KNO_3); 1, Taf. V (Typhus 1 % KNO_3); 2, Taf. V (Cholera 1 % KNO_3) dargestellt sind. Würde man mit wässeriger Lösung gefärbt haben, so würde die Plasmolyse ganz oder fast ganz verschwunden sein, wie vergleichende Beobachtungen an Spirillen, Cladothrix, Choleravibrionen, Typhusbacillen, den Bacillen der blauen Milch, der Hühnercholera und einem fluorescirenden Bacillus gezeigt haben.

Statt der gewöhnlichen alkoholischen Lösung kann man auch andere alkoholreiche Präparate, z. B. Ziel'sches Carbolfuchsin benutzen. Auch Delafield'sches Hämatoxylin, dessen Gehalt an Alkohol, Ammonalaun und Glycerin eine nachträgliche Auf-

quellung der Protoplasten ausschliesst, ist sehr geeignet zur Färbung plasmolysirter Bakterien (geprüft an Spirillen, Cladothrix, Cholera, Typhus, blaue Milch). Bütschli's[1]) Abbildungen 6a u. b stellen ein Präparations-Plasmolyse des Spirillum Undula dar, die durch Färbung mit Delafield'schem Hämatoxylin conservirt worden ist. Wenn mit wässeriger Fuchsinlösung gefärbt worden wäre, würde die Plasmolyse vielleicht verschwunden sein. Eine nähere Besprechung dieser Abbildungen folgt im nächsten Capitel.

Vereinigung von Plasmolyse und Geisselbeizung. Um das merkwürdige Verhalten der Geisseln bei der Plasmolyse, das im nächsten Theil ausführlich geschildert werden wird, auch in gefärbten Präparaten zu fixiren, wurde versucht, ob meine neue Methode der Plasmolysirung auf dem Deckglas mit der Löffler'schen Beizungsmethode sich vereinigen lasse.

Schon die Thatsache, dass eine zufällige Präparations-Plasmolyse in gebeizten Präparaten sich erhalten hatte (Taf. I Spirillen, Taf. III, Fig. 11 Bacterium Termo, Taf. III Fig. 18 Bacillus fluoresc. longus), versprach Erfolg. Zahlreiche Versuche mit Cholera, Typhus, Spirillen und einem fluorescirenden Bacillus deckten mancherlei Schwierigkeiten, die der Vereinigung beider Methoden entgegenstehen, auf. Die Empfindlichkeit der Geisseln ist eines dieser Hindernisse, denn bei zunehmender Concentration des verdunstenden Tropfens werden die Geisseln oft eingerollt oder abgeworfen und können sich, wenn das Eintrocknen vielleicht $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde dauert, vollständig zersetzen. Andererseits wirkt die Beize schwach quellend auf die contrahirten abgestorbenen Protoplasten und veranlasst hierdurch eine Abschwächung oder in kürzeren Zellen sogar gänzliche Ausgleichung der Plasmolyse. Stets gelingt es bei Spirillum Undula Plasmolyse und Geisselbeize zu vereinigen. Unsicherer ist der Erfolg bei den kleinen und kleinsten Arten (Typhus, Cholera etc.). Man kann hier auf zwei Weisen verfahren. Entweder man plasmolysirt nach meiner neuen Methode während des Eintrocknens, benutzt also 0,25—0,5 Kochsalz (Taf. III, Fig. 12), 0,5—1 % Salpeter, oder man wendet stärkere Lösungen (2,5 KNO_3, 1,25 NaCl) an und trägt die bereits

1) Bau der Bakterien, 1890.

plasmolysirten Bakterien auf dem Deckglas auf. In letzterem Falle nehme man nur einen sehr kleinen Tropfen, vielleicht nur soviel, als an einem nicht umgebogenen Platindraht hängen bleibt, und streiche diese geringe Menge ganz flach auf, so dass sie in 1—5 Minuten eintrocknet. In dieser kurzen Zeit können nicht alle Geisseln abgeworfen und zersetzt werden. Auf diese Weise waren die auf Taf. III, Fig. 16 dargestellten Typhusbacillen behandelt. Eine tadellose Gleichmässigkeit des ganzen Präparates darf man nicht verlangen, man wird aber bei gründlichem Absuchen immer einige gute Stellen finden. Ein anderer Uebelstand ist noch der, dass nach der Beizung auch die Wand sich stark färbt und die Grenzen der contrahirten Protoplasten in Folge dessen nicht immer ganz scharf hervortreten. In den Zeichnungen sind die gewöhnlich entstehenden Färbungsdifferenzen berücksichtigt. In gelungenen Präparaten heben sich die stark gefärbten Theile des plasmolysirten Inhaltes stets deutlich gegen die Wand ab.

Dagegen eignen sich solche Präparate wegen der Wandfärbung gewöhnlich nicht zur photographischen Reproduction, wie ein Versuch mit Spirillum Undula, den Herr Dr. Schmorl die Güte hatte zu machen, zeigte. Unter dem Mikroskop waren die stark gefärbten Protoplasmatheile und die schwächer gefärbte Wand sehr gut zu unterscheiden, in der Photographie aber nicht. Dass bei besonders glücklichen Färbungsdifferenzen auch die Photographie nicht versagt, geht aus einigen Photogrammen Zettnow's[1]) hervor.

Durch vergleichende Präparate kann man sich ausserdem stets von dem Verhalten der Geisseln bei der Plasmolyse überzeugen. Man färbe ein Präparat mit alkoholischem Fuchsin und ein anderes beize man nach Löffler's Methode, das erste Präparat dient zur Feststellung der allgemeinen Plasmolyse, zum Nachweis der Geisseln das zweite. Auch wenn in diesem die Plasmolyse verschwunden ist, wird man doch aus dem Vorhandensein der Geisseln schliessen dürfen, dass sie bei der Contraction des Protoplasten nicht eingezogen werden.

---

1) Bakt. Centralbl., X. Bd., Taf. I.

Die Beize bringe man unmittelbar auf das ausgeschiedene Salz des eingetrockneten Tropfens, ihre Wirkung wird, wenn nicht zuviel Salz vorhanden ist, nicht beeinträchtigt.

IV. Plasmolyse und Bau der Bakterien.

Mit Hilfe des im vorigen Capitel angegebenen Verfahrens wird sich Jeder leicht von der Plasmolyse der Bakterien überzeugen und ein Urtheil über die Schlüsse bilden können, die ich bereits in meiner ersten Mittheilung über diesen Gegenstand gezogen hatte. Zur weiteren Verständigung über die zwischen Bütschli und mir schwebenden Streitfragen über den Bau der Bakterien mögen noch folgende Beobachtungen beitragen.

a) Die Theilung des Spirillum Undula. Nach Bütschli[1]) umschliesst die Haut dieser Bakterien einen grossen, die Hauptmasse des Inhaltes bildenden Centralkörper (Kern), der nicht ganz bis in die Enden hineinreicht und hier Platz für die dem Cytoplasma entsprechende, zarte Rindenschicht übrig lässt. Gefärbte Präparate ergaben eine starke Färbung des mächtigen Centralkörpers und zwei schwach gefärbte oder „helle" Enden, die von der zarten Rindenschicht erfüllt sein sollen. Nicht selten, meint Bütschli, weiche diese an den beiden Polen etwas zurück, so dass innerhalb des Membransaumes noch ein zweiter Saum, die Oberfläche der zurückgezogenen Rindenschicht, hervorträte. Zum Nachweis des Centralkörpers benutzte Bütschli lebendes, mit Osmiumsäuredämpfen oder schwachem Alkohol getödtetes und endlich in gewöhnlicher Weise nach Art der Bakteriologie angetrocknetes Material. Gefärbt wurde mit Delafield'schem Hämatoxylin, jedoch scheint Bütschli nach einer Bemerkung auf pag. 11 seiner Arbeit für die Ausstrichpräparate auch Gentianaviolett oder Methylenblau benutzt zu haben. Auch mit diesen Farbstoffen trat der Centralkörper scharf durch starke Färbung hervor. Dass beim Eintrocknen des Tropfens die Spirillen leicht plasmolysirt werden, habe ich durch unmittelbare Beobachtung festgestellt, wie das Capitel über

---

1) Bau der Bakterien, 1890, p. 23.

Präparations-Plasmolyse gezeigt hat. Abtödtung mit schwachem Alkohol bringt gleichfalls Contractionen des Inhalts hervor; wie Osmiumsäuredämpfe wirken habe ich nicht untersucht. Delafield'sches Hämatoxylin bringt, lebenden Bakterien zugesetzt, eine schwache Plasmolyse hervor, was ja schon aus der Zusammensetzung dieses Reagenzes vorauszusagen war. Es ist aber überflüssig, diesen Möglichkeiten weiter nachzuspüren, da ja nach Bütschli's eigenen, bereits erwähnten Angaben, auch in gewöhnlichen Ausstrichpräparaten und bei Färbung mit Anilinfarben der Centralkörper der Bakterien, also doch auch des Spirillum Undula, sichtbar wird.

Bei der Theilung des Spirillum Undula soll nun nach Bütschli[1]) der Centralkörper ziemlich frühzeitig in zwei neue „auseinandergehen". Zwischen diesen beiden Theilkörpern tritt eine helle Zone auf, welche der Rindenschicht der zukünftigen Enden der neuen Tochterindividuen entsprechen soll. In Bütschli's Fig. 6b ist der Centralkörper in der Mitte durchgeschnitten, was ja bei einem Zellkern auch nicht wohl anders sein könnte.

Ich habe die Theilung der Spirillen in Bezug auf die Geisselentwickelung genau verfolgt, und zwar vorwiegend an Individuen, die beim Eintrocken auf dem Deckglas Präparations-Plasmolyse erlitten hatten. Diese war durch das Eintrocknen fixirt und bei der Beizung und Färbung nicht verändert worden. Meine Präparate boten also Geisseln und Plasmolyse gleichzeitig dar.

In den Figuren ist der Inhalt dunkel, die in Folge der Beize etwas stärker als sonst gefärbte Wand blasser gehalten.

Unsere Fig. 6, Taf. I, scheint Bütschli's Auffassung zu bestätigen. Das sich theilende Spirillum, an dessen beiden Enden fertige Geisselbüschel sitzen, enthält zwei gleich grosse dunkel gefärbte Massen, die beiden neuen Centralkörper Bütschli's, und zwischen diesen eine blassere Lücke, in der man die Rindenschicht vermuthen könnte. Ganz anders aber erscheint das ähnliche, aber etwas vorgerücktere Stadium der Theilung in Fig. 7, Taf. I. Der ganze Inhalt hat sich mit Zurücklassung eines

---

1) l. c., p. 23, Fig. 6b.

winzigen, an der Ursprungsstelle des Geisselbüschels liegen gebliebenen Restes aus dem einen Ende zurückgezogen. Eine Theilung des problematischen Centralkörpers ist nicht zu sehen. Sehr beachtenswerth ist Fig. 5, Taf. I. Das Spirillum ist bereits bis zur Grösse des in Fig. 6 abgebildeten herangewachsen, nur die Entwickelung des neuen Geisselbüschels ist etwas zurückgeblieben. Der Inhalt müsste nach Bütschli's Annahme bereits in zwei neue, ungefähr gleiche Centralkörper getheilt sein. Statt dessen sehen wir aber, dass die Hauptmasse des Inhaltes nach den alten Geisseln und nur ein kleiner Theil nach den neuen sich zusammengezogen hat. Sollte man vielleicht annehmen, dass die erste Zertheilung des Centralkörpers ungleichmässig erfolgt, dass der kleine Rest später zur Grösse des anderen heranwächst? Es genügt aber, auf die Fig. 1—3, Taf. I, zu verweisen. In Fig. 3 ist der Inhalt gerade in entgegengesetztem Sinne zertheilt wie in Fig. 5. Der grösste Theil hat sich an das Ende mit den eben hervorsprossenden Geisseln angeschlossen, der viel kleinere an das andere mit dem alten Geisselbüschel. Die gleichen Gegensätze veranschaulichen die Fig. 1 u. 2, nur fehlt der neue Geisselbüschel noch vollständig; in dem einen Falle (Fig. 1) würde er aus dem Ende mit dem kleinen, im andern (Fig. 2) aus dem mit dem grossen Theile des ungleichmässig zerklüfteten „Centralkörpers" sich entwickelt haben. Bei Fig. 4 endlich, die ein Stadium zwischen Fig. 3 u. 5 darstellt, ist von der nach Bütschli frühzeitig eintretenden Theilung des Inhaltes (Centralkörpers) noch gar nichts zu sehen, weil die Plasmolyse ausgeblieben ist. Kurz, ein Ueberblick über unsere Abbildungen lehrt, dass die Zerklüftung des Inhalts ohne jede Beziehung zur Theilung erfolgt ist, dass Plasmolyse vorliegt. Diese allein liefert so unregelmässige Contractionen, wie man an lebendem Material leicht sehen kann. Auch Durchschnürungen in drei scharf sich absetzende Theile kommen vor (Taf. V, Fig. 3). Alle die Individuen, die abgebildet sind, lagen mit Ausnahme des in Fig. 4 dargestellten am Rande des eingetrockneten Tropfens und waren hier aus oben erörterten Gründen plasmolysirt. Die im Innern des Präparates liegenden zeigten, bis auf ganz vereinzelte, keine solche Contractionen des Inhaltes, gleichviel auf welchem Stadium der Theilung sie sich befanden (Fig. 4, 8).

Es erübrigt, nachzuweisen, dass Bütschli's Centralkörper des Spirillum Undula ebenfalls nur contrahirte Protoplasten und deshalb dieselben Bildungen waren, wie die soeben beschriebenen. Darüber, dass die von mir angewendete Präparationsmethode (Eintrocknen auf dem Deckglas und Färbung mit Anilinfarben) gleichfalls geeignet ist, die Centralkörper tadellos zur Anschauung zu bringen, hat ja Bütschli selbst sich bejahend ausgesprochen. Es unterliegt also keinem Zweifel, dass ich die Centralkörper hätte finden müssen, wenn sie da wären. Da nun aber die von mir in grösster Mannigfaltigkeit beobachteten Inhaltsvertheilungen sich vermehrender Spirillen nicht den Angaben Bütschli's entsprechen, so kann daraus nur zweierlei folgen: entweder Bütschli's Auffassung ist unrichtig, die Centralkörper sind nur contrahirte Protoplasten, — oder ich habe die Centralkörper mit derselben einfachen Methode, mit der sie Bütschli färben konnte, nicht färben können. Da nun aber diese Methode nicht mehr Geschick und Ueberlegung verlangt, als ich zu besitzen mich bescheide, so kann wohl von einem Versagen der Technik in meinen Händen keine Rede sein. Es bleibt also nur die andere Möglichkeit übrig, die ich schon in meiner ersten, von Bütschli verworfenen Arbeit aussprach: die als Centralkörper erscheinenden Bildungen der Bakterien sind der contrahirte, plasmolysirte Inhalt, dem der gleiche Bau zukommt wie in den Zellen der Pflanzen. Alles was Bütschli von den Centralkörpern berichtet, erklärt sich auch durch Plasmolyse. So besonders auch die für Spirillum erwähnte Erscheinung, dass die für das helle Endstück angenommene Rindenschicht sich zuweilen von der Wand ablöse und als besonderer Saum innerhalb des Wandsaumes sichtbar werde. Es ist hier durch Zerreissung des sich contrahirenden Inhaltes ein dünnes, zartes Restchen nahe dem Ende hängen geblieben (Taf. I, Fig. 9—11). Auf die Wabenstructur einzugehen, war nicht beabsichtigt. Dagegen bedarf es noch einer Auseinandersetzung, warum Bütschli's Centralkörper nur so sich darstellt, dass zwei helle Enden übrig bleiben, während die von mir beschriebene Contraction ganz unregelmässig zu sein scheinen. Wie viele Individuen Bütschli beobachtete, lässt sich aus seiner Arbeit nicht ersehen, ob viele Hunderte wie ich, vermag ich deshalb nicht zu sagen. Jedoch sei auf eine halbkreisförmig gekrümmte Bakterie

aus Sumpfwasser hingewiesen, welche Bütschli auf Seite 24 beschreibt, in Fig. 7 abbildet. Nur an einem Ende, wo zufällig die Geissel sass, war die helle Rindenschicht zu sehen, das andere war gänzlich von dem „Centralkörper" erfüllt. Hier hatte also eine Contraction stattgefunden, ähnlich der in unserer Fig. 7 dargestellten. Auch bei Spirillum Undula würde Bütschli solche Bilder haben finden können.

b) Sporenbildung des Bacillus Solmsii. Wenn wirklich ein dem Kern zu vergleichender Centralkörper den Hauptinhalt der Bakterienzelle bildete, dann wären, wie ich schon früher auseinandersetzte, solche Contractionen und Zerklüftungen des Inhaltes, wie plasmolysirende Lösungen hervorbringen, ganz undenkbar. Denn der Centralkörper würde doch nach Bütschli's Auffassung ein fester gefügtes Ganzes bilden, so wie der Zellkern. Für plasmolytische Studien eignet sich besonders der kräftige Bacillus Solmsii, über dessen Gewinnung man im 5. Capitel des III. Theiles nachlesen wolle. Der Bacillus ist so lang gestreckt, dass man geneigt ist, eine Zusammensetzung aus mehreren, im Leben nur nicht sichtbaren Gliedern anzunehmen. Auch Klein[1]), der erste Beschreiber dieser grossen Sumpfbakterien, hat einen solchen Bau vorausgesetzt. Dennoch besteht der Bacillus, der 20—35 mal so lang als breit ist, nur aus einer einzigen Zelle. Er müsste also nach Bütschli's Ansicht nur einen mächtigen Centralkörper haben. Die Einzelligkeit des Bacillus Solmsii wird schon dadurch erwiesen, dass zuweilen zwei solche lange Stäbe als Producte einer Theilung aneinander hängen. Plasmolysirt man mit 5 procentiger Kochsalzlösung, so schnürt sich der anfangs vollkommen gleichmässige matte Inhalt in eine Mehrzahl ungleicher, stark glänzender Theile durch, genau so wie in einer lang gestreckten Spirogyrazelle. Die Zerklüftung des Inhaltes ist mehr oder weniger tief, je nach dem Grade der Plasmolyse. Ein Aufbau aus kurzen Gliedern tritt dabei niemals hervor.

Am Rande eingetrockneter Tropfen findet man nicht selten Präparations-Plasmolyse, von der einige Stadien in den Fig. 1—3,

---

1) Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., III, p. (62), Taf. XII, Fig. 4.

Taf. IV, abgebildet sind. In dem noch keine Vorbereitung zur Sporenbildung zeigenden Bacillus der Fig. 1 hatte die Plasmolyse einen mittleren Grad erreicht, die Zerklüftung war nur in einer Hälfte des Stabes eine tiefere, in der anderen hatte nur an einigen Stellen die Abhebung des Protoplasten von der Wand begonnen. Scharfe Durchschnürungen hatte der Inhalt des in Fig. 2, Taf. IV, abgebildeten Bacillus, dessen Enden bereits als erstes Zeichen der Sporenbildung angeschwollen sind, erfahren. In fünf ungleiche Theile ist der Inhalt zerfallen, bei c werden zwei noch durch eine schmale Protoplasmabrücke verbunden, eine bei der Plasmolyse gestreckter Zellen regelmässige Erscheinung. Die Fig. 3, Taf. IV, endlich stellt einen Bacillus mit heranreifenden Sporen in den geschwollenen Enden dar, der Inhalt ist in acht ungleiche Theile zerrissen. Obgleich die Richtigkeit meiner Deutung, dass hier Plasmolyse eines centralkörperfreien Protoplasten vorliegt, keines weiteren Beweises bedarf, soll doch noch einem Einwande, der vielleicht erhoben werden könnte, begegnet werden. Vorausgesetzt, es sei ein grosser Centralkörper vorhanden, so müsste dieser doch das Material zur Sporenbildung liefern, in dem Maasse als die Sporen heranwüchsen, müsste der Centralkörper abnehmen, sich auflockern. Während er also vor der Sporenbildung der Wirkung plasmolysirender Lösungen widerstand, müsste er dieser später mehr und mehr unterliegen, je mehr er von seiner Substanz an die Sporen abgegeben hätte. Das, so könnte der Gegner fortfahren, was in der Fig. 3 so stark contrahirt erscheint, ist nicht mehr der vollständige, unveränderte Centralkörper, sondern nur sein durch die Sporenbildung veranlasster Auflösungs- und Umwandlungszustand. Hiergegen sei zunächst darauf hingewiesen, dass die Stäbe auch bereits vor der Sporenbildung plasmolysirbar sind (Fig. 1 u. 2, Taf. IV). Wenn diese aber beginnt, wird allerdings das Protoplasma mehr und mehr in die jungen Sporen einwandern, der Wandbeleg wird dünner und dünner, seine Contraction liefert nur noch kleinere Anhäufungen von Protoplasma und grössere Lücken als vorher. Endlich ist aller Inhalt aus dem cylindrischen Stabe geschwunden, nur um die reifen Sporen sind noch geringe Reste vorhanden (Fig. 4, Taf. IV). Wenn die Anschwellung der Stabenden eben erst eingetreten ist, die Sporenkörper aber noch

nicht sich ausgesondert haben (Fig. 2, Taf. IV), dann könnte auch der sogenannte Centralkörper noch nicht soviel seiner Substanz abgegeben haben, dass jetzt schon so starke Contractionen, wie die abgebildeten, eintreten könnten. Auf diesem Stadium müsste der Centralkörper noch unverändert vorhanden sein. So liefert auch dieses Beispiel der Sporenbildung keine Belege für das Dasein eines Centralkörpers, bestätigt aber wiederum die Ansicht, dass die Bakterienzelle den gleichen Bau hat, wie die Pflanzenzelle.

c) Plasmolyse anderer Bakterien. Meine neuen Untersuchungen habe ich zum Theil an schon früher benutzten Bakterien, zum Theil an anderen angestellt und immer meine Ansicht bestätigt gefunden.

Hier soll nochmals kurz gezeigt werden, dass auch die kleinen und kleinsten Bakterien, die nach Bütschli nur noch aus einem Centralkörper und Zellhaut bestehen, denselben Bau besitzen, wie die grossen und ebenso leicht der Plasmolyse unterliegen, wie diese. Besonders sei auf die pathogenen (Typhus, Cholera) hingewiesen, für die auch die Bakteriologen die Ansicht Bütschli's fast allgemein angenommen haben. Das Photogramm 2 Taf. V stellt den Koch'schen Kommabacillus dar mit schöner, durch 1 % Salpeter hervorgerufener Deckglasplasmolyse. Wäre ein fest gefügter Centralkörper vorhanden, so konnten niemals solche Bilder entstehen (auch Taf. III, Fig. 12). In dem Photogramm 1, Taf. V sind Typhusbacillen, mit 1 % Salpeter plasmolysirt, abgebildet, einige haben ihren Inhalt in einen Körper contrahirt, in einigen anderen ist er in zwei die Pole einnehmende Theile zerschnürt, die den oft beschriebenen Polkörnern der Autoren entsprechen (auch Taf. III, Fig. 16). Näher auf diese Frage soll diesmal nicht eingegangen werden, ich verweise auf eine frühere Darstellung[1]). Von kleineren Bakterien habe ich noch folgende plasmolysirt: Bacillus fluorescens longus (Taf. III, Fig. 18), einen anderen fluorescirenden Bacillus, Bacillen der Hühnercholera, Bacillen der blauen Milch, Bacterium Termo (Taf. III, Fig. 11) und einige nicht näher bestimmte Arten. Bei allen trat bei $2^1/_2$ %

1) l. c., Plasmolyse der Bakt., 1891.

KNO_3 (= ungefähr 1,25 NaCl) starke Plasmolyse augenblicklich ein, an kurzen Stäbchen schrumpfte der gesammte Inhalt zu einem einzigen, bald in einem Ende, bald in der Mitte liegenden Körper zusammen (Taf. III, Fig. 11), bei längeren Zellen entstanden Durchschnürungen in zwei und drei glänzende Kugeln. Immer kehrte dieselbe Erscheinung wieder, die niemals mit der Bütschli'schen Theorie in Einklang zu bringen sein wird. Der sogenannte Centralkörper ist gar nicht vorhanden und nicht der grosse, nur noch von der Zellhaut umgebene Kern, sondern der schwach contrahirte Protoplast. Dieser hat denselben Bau wie in ausgewachsenen Pflanzenzellen, er besteht aus einem der Zellwand angepressten dünnen Schlauch (Primordialschlauch, Wandbeleg) aus Protoplasma und umschliesst den Zellsaft, der den grössten Theil des Zellinnern erfüllt. In dem, durch Salzlösungen so leicht plasmolysirbaren Protoplasten würde man erst nach Zellkernen zu suchen haben. Auf diese Kernfrage einzugehen, lag ausser dem Plan dieser Arbeit.

d) Bacillus subtilis. Sein Verhalten gegenüber Salzlösungen bedarf noch einer besonderen Besprechung, da Misserfolge, die man mit dieser Bakterie vielleicht erzielt haben würde, leicht zu unberechtigten Schlüssen über meine Angaben führen könnten. Man wird, gleichviel ob der Bacillus in Heuinfus oder auf Agar oder in anderen Nährlösungen erwachsen ist, weder mit schwachen noch mit starken Salzlösungen so deutliche Contractionen wie bei anderen Bakterien hervorrufen können, Durchschnürungen beobachtet man nur sehr vereinzelt. Gewöhnlich verräth sich, ebenso wie bei den Coccaceen (Micrococcus prodigiosus, Staphylococcus pyogenes aureus) die Plasmolyse nur durch starken Glanz der Stäbchen, der schon bei 2 % Salpeter vereinzelt, bei 5 % sofort allgemein auftritt. Hieraus folgt aber, dass der Heubacillus insofern allen anderen Bakterien sich anschliesst, als er bei derselben Concentration wie diese sofort allgemein plasmolysirt wird. Das Ausbleiben der starken Contractionen und Durchschnürungen erklärt sich leicht aus der Gestalt der Stäbchen. Buchner[1]) hat schon darauf hingewiesen,

1) In Nägeli, Untersuchungen über niedere Pilze, 1882, p. 217.

dass die einzelnen Zellen des Heubacillus oft sehr kurz, so lang als breit sind und dass ursprünglich als einzelne lange Stäbchen erscheinende Glieder aus zwei solchen kurzen zusammengesetzt sind. Diese Auffassung Buchner's muss ich bestätigen, ebenso die, dass je nach dem Substrat die Glieder eine verschiedene Länge erreichen. Besonders bei guter Ernährung und schnell aufeinanderfolgenden Theilungen bleiben die einzelnen Zellen sehr kurz, wenig länger als breit. Da nun der Heubacillus, sobald ein üppiges Wachsthum nicht mehr möglich ist, Sporen bildet, so werden vor deren Bildung, also bei guter Ernährung, nur kurzgliedrige Stäbchen entstehen. Wenn man diese plasmolysirt, können nicht jene nur für cylindrische Zellen typischen Durchschnürungen eintreten, wie bei Spirillen, Cladothrix, den Bakterien des Typhus und der Cholera; die Plasmolyse kann hier nur als eine schwache, meistens allseitig gleichmässige Contraction des Protoplastes sichtbar werden.

Wenn in meinen Abbildungen des Heubacillus die Kürze der Zellen nicht immer hervortritt, so beruht dies darauf, dass in stark gefärbten Präparaten die Trennungswand zwischen den zusammenhängenden Pärchen nicht zu erkennen war. In einigen Bildern (Taf. II, Fig. 15, 19) wird man deutlich die kurzen, fast kugeligen Zellen dargestellt finden.

Mit diesen Bemerkungen dürfte Missverständnissen hinreichend vorgebeugt sein. Nur sei noch besonders erwähnt, dass das Ausbleiben von Durchschnürungen am Bacillus subtilis nun nicht etwa zu Gunsten von Bütschli's Centralkörpern spricht, sondern einfach aus den Dimensionen der Stäbchen sich erklärt. Kurz vor der Sporenbildung, also beim Eintritt ungünstiger Ernährungsverhältnisse, folgen sich die Theilungen nicht mehr so rasch; die Stäbchen, welche Sporen enthalten, sind deshalb länger. Da solche längere Stäbchen auch früher schon vereinzelt unter den kurzen vorkommen, so wird man bei längerem Suchen auch in jungen Kulturen ganz vereinzelte Plasmolyse mit Durchschnürungen finden.

Bei Kultur in einer Lösung von 0,1 % Asparagin + 10 % Traubenzucker sind die Glieder, soweit sie nicht involviren, am fünften Tage in Folge Stillstandes der Theilung länger als sonst und ergeben dann auch schöne Durchschnürungen des Inhaltes oder stärkeres Zurückweichen an einer Seite.

Aus den angeführten Gründen ist deshalb der Bacillus subtilis für eine Nachuntersuchung nicht zu empfehlen, man nehme Spirillen, Cladothrix oder irgend eine andere gestreckte Bakterie. Auch deutliche Präparations-Plasmolyse ist nicht zu erwarten.

II. Theil. Zur Physiologie der Geisseln und der Bewegung.

I. Geisseln, Bewegung und Plasmolyse.

Für die Geisseln der Flagellaten habe ich[1]) nachgewiesen, dass sie nicht wie Pseudopodien sich verhalten und unter ungünstigen Verhältnissen niemals in den Organismus aufgenommen, sondern abgeworfen werden und in kurzer Zeit absterben. Auch bei den Bakterien habe ich niemals Andeutungen dafür gefunden, dass die Geisseln eingezogen werden, sie verhalten sich genau so wie bei den Flagellaten. Genauere Belege hierfür wird man im dritten Theile dieser Arbeit zusammengestellt finden. Soviel mir bekannt, ist die Frage, ob die Geisseln von den Bakterien eingezogen werden können, nur von Zopf[2]) behandelt worden. Zopf schliesst sich der herkömmlichen Ansicht an und hält die Cilien der Algenschwärmer und die Geisseln der Flagellaten und Bakterien für gleichwerthige Bildungen, für zarte, fädige Protoplasmafortsätze, die bei den hautumgebenen Körpern der Flagellaten und Bakterien durch ein Loch in der Membran hervorgestreckt werden und durch dieses unter Umständen wieder eingezogen werden können. Bei einigen Formen (Chromatium, Spirillum und Vibrionen) sollen nach Zopf die Geisseln beim Eintrocknen auf dem Deckglas oder bei der Fixirung mit Reagentien sich in den Körper zurückziehen. Bei Chromatium Okenii will derselbe Autor die Einziehung der kräftigen Geissel bei der Einwirkung von 1 % Osmiumsäure beobachtet haben. Ich habe diese Angabe nicht selbst geprüft, kann aber eine gewichtige Stimme dagegen anführen, nämlich Bütschli[3]), der

1) Diese Jahrbücher, XXVI, p. 212.
2) Spaltpilze, 3. Aufl., p. 16, 17.
3) Bütschli, Bau der Bakt., p. 7, Fig. 1.

auch nach der Tödtung mit Alkohol, Osmiumsäure und vielen anderen Reagentien die Geissel immer ausgestreckt und wohlerhalten vorfand. Dasselbe Resultat erhielt Bütschli auch bei Ophidomonas jenensis, Bacterium lineola und Spirillum Undula[1]). Während nach dem Wortlaut der Zopf'schen Angaben bei Chromatium das Zurückweichen direct beobachtet worden sein könnte, ist es bei den Spirillen und Vibrionen doch wohl nur daraus geschlossen worden, dass die Geisseln nach der Färbung nicht zu sehen waren. Das dürfte aber nach den im III. Theil zusammengestellten Erfahrungen nicht auffällig sein.

Trenkmann[2]) fand bei seinen Geisselfärbungen öfter Exemplare des Spirillum Undula, deren Inhalt sich ungefähr $1/2$ μ von dem Ende zurückgezogen hatte und nur noch durch einen dünnen Faden von derselben Stärke und derselben Färbung wie die Geissel mit dieser in Verbindung stand (jedenfalls wie in Taf. I, Fig. 9). Trenkmann folgert aus dieser Beobachtung, dass die Geissel durch die Membran hindurch mit dem Protoplasma zusammenhängt, d. h. ein durch die Haut hervorgestreckter und in den beobachteten Fällen theilweise wieder zurückgezogener Protoplasmafaden ist. Ich werde später, pag. 43, auf diese Angabe Trenkmann's zurückkommen.

Wladimiroff[3]) hat bei seinen Studien über die Wirkung von Salzlösungen auf bewegliche Bakterien, deren Bewegungen bei grösseren Concentrationen erlöschen, die Geisselfrage nicht berührt. Desgleichen enthält auch eine neuere Arbeit Zopf's[4]) über Bacterium vernicosum, dessen Schwärmfähigkeit in ihrem Verhalten zu extremen Temperaturen und zur Wasserentziehung ausführlich untersucht wurde, keine Bemerkungen über die Beschaffenheit der Geisseln. Zopf scheint also seine bereits besprochene Ansicht beibehalten zu haben.

Endlich sei noch auf eine Mittheilung Zettnow's[5]) hingewiesen, der bei Spirillum serpens und einem Bacillus sah, dass

1) l. c., Fig. 2a, 3a, 6b.

2) Bakt. Centralbl., VIII, p. 389.

3) Zeitschr. f. Hygiene, X, 1891, p. 89.

4) Zur Kenntniss der Organismen des amerikanischen Baumwollsaatmehles in Beiträgen z. Physiol. u. Morphol. niederer Organismen, I, 1892.

5) Bakt. Centralbl., 1891, X, p. 690.

die nach Löffler's Methode gefärbten Geisseln von der Hülle entsprangen und nicht mit dem contrahirten Protoplasma (nach Zettnow's Auffassung dem Centralkörper) zusammenhingen. Zettnow's Photogramme 2—4 und 14 zeigen solche plasmolysirte Bakterien mit ihren von der Haut entspringenden Geisseln.

Aus vorstehender Literaturübersicht wird man ersehen, dass eine Einziehung der Geisseln in den Bakterienkörper niemals einwurfsfrei beobachtet worden ist, dass aber viele Thatsachen dagegen sprechen.

Wenn die Bakterien überhaupt die Fähigkeit besässen, ihre Geisseln einzuziehen, so würde dieser Vorgang besonders bei einer Contraction des Inhaltes, der die mit ihm zusammenhängenden Geisseln nach sich ziehen müsste, zu erwarten sein. Ein bekanntes Mittel, solche Zusammenziehungen hervorzurufen, ist die Plasmolyse. Da man diese nach meiner neuen Methode sicher fixiren und gleichzeitig Geisselfärbung damit verbinden kann, so konnte die Entscheidung der aufgeworfenen Frage nicht schwer sein. Da ausserdem bewegliche Bakterien in Salzlösungen ihre Bewegungen einstellen, wie Wladimiroff[1]) eingehend gezeigt hat, so liess sich vermuthen, dass damit eine Einziehung der Geisseln verbunden sein könnte. Meine[2]) Erfahrungen an Flagellaten, deren Geisseln bei der Plasmolyse nicht eingezogen wurden, sprachen freilich dafür, dass auch das Aufhören der Bewegung bei den Bakterien nicht auf einer Einziehung der Geisseln beruhe.

1. Spirillum Undula.

a) Beobachtungen im hängenden Tropfen. Die bereits im ersten Theil geschilderten Versuche über den Rückgang der Plasmolyse gaben auch Aufschluss über das Verhalten der Bewegung und der Geisseln.

0,5 % KNO_3, vermischt 2 h. 45, beobachtet 2 h. 46, 16. II. 94. Keine Spur von Plasmolyse, Bewegung ungeschwächt, auch nach 3½ Stunden keine Abnahme der Bewegung. Am anderen Morgen, nach ca. 20 Stunden war die Bewegung erloschen.

1) l. c., p. 96.

2) Diese Jahrbücher, XXVI, p. 222.

1 % KNO_3, vermischt 3 h. 12, beobachtet 3 h. 13, 16. II. 94. Die meisten Spirillen homogen, viele schwach plasmolysirt, aber alle beweglich; auch nach drei Stunden keine andere Schwächung der Bewegung, als in einem hängenden Wassertropfen auch zu beobachten ist. Nach 20 Stunden vollständige Ruhe.

2 % KNO_3, vermischt 3 h. 16, beobachtet 3 h. 16½, 19. II. 94. Alle Spirillen sofort stark plasmolysirt, aber ungeschwächt, lebhaft bewegt. Als um 3 h. 35 die meisten Spirillen wieder homogen waren, war auch ihre Bewegung erloschen, dagegen schwärmten die noch plasmolysirten immer noch lebhaft umher. Dasselbe Bild bot sich auch noch 4 h. 20 dar. Nach 19 Stunden, am 20. II., 10 h. war die Bewegung bis auf ganz vereinzelte Individuen erloschen, unter diesen wenigen beweglichen waren einige noch plasmolysirt, einige wieder homogen. Die Bewegung selbst war kaum geschwächt.

2,5 % KNO_3, vermischt 11 h. 51½, beobachtet 11 h. 52, 17. II. 94. Alle Spirillen sogleich wundervoll plasmolysirt, aber trotzdem lebhaft und ungeschwächt beweglich. Bis 1 h. 20 war zwar allmählich an vielen die Plasmolyse wieder verschwunden, an vielen hatte sie sich aber erhalten; eine Abnahme der beweglichen Individuen war eben bemerkbar, eine Schwächung der Schnelligkeit aber kaum mit Sicherheit festzustellen.

In einem anderen Falle erlosch bei allgemeinem Rückgang der Plasmolyse die Bewegung nach 12 Minuten und war auch nach 2½ Stunden nicht wieder eingetreten.

In einem dritten Falle wurde vermischt 12 h. 14, beobachtet 12 h. 14½, 19. II. 94. Sofort alle Spirillen plasmolysirt und doch noch ungeschwächt schwärmend. Um 2 h. 20, also nach ca. zwei Stunden war bei den allermeisten Plasmolyse und Bewegung geschwunden, vereinzelte und nicht gerade seltene Individuen waren aber noch scharf plasmolysirt und ungeschwächt beweglich.

5 % KNO_3, vermischt 12 h. 10, beobachtet 12 h. 11, 17. II. 94. Alle Spirillen sofort scharf plasmolysirt, aber unbeweglich; als 14 Minuten später fast alle Spirillen wieder homogen geworden waren, war doch Bewegung nicht wieder

eingetreten. Nur ganz vereinzelte Individuen waren noch plasmolysirt und unter diesen fanden sich nach langem Suchen auch noch zwei mit Bewegung, die freilich nur noch ruckweise erfolgte, keine fortschreitende Schwärmbewegung.

7,5 % KNO_3, vermischt 12 h. 30, beobachtet 12 h. 30½, 19. II. 94. Alle Spirillen sofort plasmolysirt, aber unbeweglich; schon vier Minuten später ging die Plasmolyse allgemein zurück, ohne dass Bewegung eintrat.

10 % KNO_3, vermischt 12 h., beobachtet 12 h. ½, 19. II. 94. Alles plasmolysirt, Bewegung erloschen, 12 h. 20 alle Spirillen wieder homogen, Bewegung nicht wieder eingetreten; ebenso 2 h. 25.

1,25 % $NaCl$ (= 2,1 % KNO_3), vermischt 5 h. 29, beobachtet 5 h. 29½, 19. II. 94. Sogleich alle Spirillen plasmolysirt, aber trotzdem ungeschwächt lebhaft herumschwärmend. Um 5 h. 37 noch alle Spirillen plasmolysirt und bewegt; 5 h. 45 viele wieder homogen, viele noch plasmolysirt, an beiden Bewegung lebhaft und kaum geschwächt; ebenso 6 h. Am andern Morgen 10 h., also nach 16½ Stunden, waren alle Spirillen wieder homogen und bis auf ganz vereinzelte, nur noch schwach bewegliche, vollkommen unbeweglich.

0,75 % NH_4Cl (= 1,4 % KNO_3), vermischt 5 h. 11, beobachtet 5 h. 11½, 26. II. 94. Sofort alle Spirillen plasmolysirt, aber trotzdem ungeschwächt beweglich. Um 5 h. 28 war die Bewegung deutlich zurückgegangen, besonders an denjenigen Individuen, die wieder homogen geworden waren.

1 % NH_4Cl (= 1,9 % KNO_3), vermischt 4 h. 15, beobachtet 4 h. 15½, 26. II. 94. Alle Spirillen plasmolysirt und ungeschwächt bewegt. Schon 4 h. 27 war eine schwache Abnahme der Bewegung bemerkbar, ähnlich 4 h. 34. Um 5 h. 7 waren zwar noch viele Spirillen plasmolysirt, die Bewegung war aber fast erloschen; desgleichen 5 h. 30.

5 % NH_4Cl (= 9,5 % KNO_3), vermischt 3 h. 47½, beobachtet 3 h. 48, 26. II. 94. Sofort alles plasmolysirt, Bewegung vollständig erloschen; während des allmählichen Rückganges der Plasmolyse trat keine Bewegung wieder ein, auch bis 5 h. 33 nicht, wo alle Spirillen wieder homogen waren. Erst recht waren

am andern Tage 10 h., nach ca. 18 Stunden, alle Spirillen unbeweglich.

5 % Rohrzucker (= 0,975 % KNO_3), vermischt 2 h. 26½, beobachtet 2 h. 27, 26. II. 94. Die meisten Spirillen homogen, nur wenige schwach plasmolysirt, Bewegung bei allen ungeschwächt. Um 3 h. 40 hatte die Bewegung etwas abgenommen, aber nicht mehr als im Wasser; auch 4 h. 40 war sie noch lebhaft. Am andern Tage, 27. II. 10 h., also nach 19½ Stunden, war die Bewegung sehr zurückgegangen, es finden sich homogene, bewegliche Spirillen zwar nur noch vereinzelt, aber doch nicht selten.

7,5 % Rohrzucker (= 1,46 % KNO_3), vermischt 2 h. 36, beobachtet 2 h. 36½, 26. II. 94. Sofort alle wundervoll plasmolysirt und trotzdem ungeschwächt beweglich. Keine Abnahme der Bewegung war zu bemerken 2 h. 41, 2 h. 44, 2 h. 52; erst 3 h. 2, als ein Theil der Spirillen wieder homogen geworden war, hatte auch die Bewegung eine deutliche Schwächung erfahren. Um 3 h. 27 war wieder ein Anwachsen der Bewegung bemerkbar, die sich 3 h. 40 und 4 h. 40 auf derselben Höhe hielt. Um 5 h. 40 war die Bewegung fast ganz erloschen, während noch die meisten Spirillen plasmolysirt waren.

10 % Rohrzucker (= 1,95 % KNO_3), vermischt 11 h. 57½, beobachtet 11 h. 58, 26. II. 94. Alle Spirillen plasmolysirt und dabei wundervoll beweglich; 12 h. 4 waren fast alle Spirillen noch in demselben Zustande. Um 12 h. 30 waren am Rande des Tropfens noch plasmolysirte, aber unbewegliche Spirillen angehäuft, während in seinem Innern noch lebhafte Bewegung theils noch plasmolysirter, theils wieder homogener Spirillen herrschte. Um 2 h. 5 war die Bewegung fast vollständig erloschen, während die Plasmolyse bei sehr vielen sich erhalten hatte.

15 % Rohrzucker (= 2,9 % KNO_3), vermischt 3 h. 10, beobachtet 3 h. 10½, 26. II. 94. Sofort alle Spirillen plasmolysirt, Bewegung zwar nicht mehr allgemein, aber noch sehr häufig; eine deutliche Schwächung gegenüber 10 % Rohrzucker ist bemerkbar. Aehnlicher Zustand 3 h. 27, 3 h. 42. Um 4 h. 38 war zwar die Plasmolyse nicht weiter zurückgegangen, die Bewegung aber war bis auf vereinzelte Individuen erloschen; ähnlich

5 h. 35, die beweglichen Individuen waren noch plasmolysirt. Am andern Tage 10 h., also nach 19 Stunden, hatte die Plasmolyse keine weitere Abnahme erfahren, einige schwach bewegliche Spirillen waren zu sehen, alle andern waren ruhig.

30 % Rohrzucker (= 5.8 % KNO_3), vermischt 11 h. 35½, beobachtet 11 h. 36, 26. II. 94. Sofort alle plasmolysirt und unbeweglich, ebenso 11 h. 42. Um 11 h. 47 fangen ganz vereinzelte, noch plasmolysirte Spirillen an Schwimmversuche zu machen, die nicht selten auch in eine deutliche Bewegung übergehen; ähnlich 11 h. 50 und 12 h. 8, ohne dass eine Zunahme der Bewegung eintritt, sie bleibt auf ganz vereinzelte Individuen beschränkt. Um 12 h. 25 sind fast alle Spirillen wieder homogen, bewegliche nur noch sehr selten; 3 h. 35 ist Bewegung ganz verschwunden.

b) Versuche in Bechergläsern. Da die hängenden Tropfen, auch bei bestem Verschluss doch nach einiger Zeit etwas verdunsten und auch in anderer Beziehung allmählich ungünstige Bedingungen für die Bewegung sich einstellen, so wurden noch einige Versuche en gros angestellt. Sie sollten entscheiden, wie lange die Spirillen in schwachen Salzlösungen beweglich bleiben. In kleine Bechergläser mit der entsprechenden Salzlösung wurden mit einem Glasstab einige Portionen der dicken Spirillendecke übertragen. Die Bechergläschen wurden unter eine mit Wasser abgesperrte Glocke gestellt.

2 % KNO_3. Vier und eine halbe Stunde nach dem Vermischen war, wie aus den Hängetropfenversuchen zu erwarten, alle Spirillen wieder homogen, viele von ihnen schwärmten noch lebhaft umher, die meisten lagen aber unbeweglich da. Nach 48 Stunden fanden sich bewegliche Spirillen nur noch als äusserst seltene Ausnahmen: dagegen schwärmte eine kleine Monadine in ungeschwächter Munterkeit umher.

1 % KNO_3. Vier und dreiviertel Stunde nach dem Vermischen waren fast alle Spirillen noch lebhaft bewegt in auffälligem Unterschied zu der 2procentigen Salpeterlösung. Die Plasmolyse, die hier von Anfang an ja nur eine vereinzelte und schwache gewesen war, war gänzlich verschwunden. Auch nach

48 Stunden waren noch sehr viele Spirillen lebhaft bewegt, desgleichen die kleine Monadine.

1,25 % NaCl (= 2,1 % KNO_3). Fünf Stunden nach dem Vermischen waren fast alle Spirillen typisch und lebhaft bewegt und wieder homogen, nur ganz vereinzelte zeigten noch eine schwache Plasmolyse. Cladothrix war theilweise noch sehr schön und scharf plasmolysirt. Nach 48 Stunden waren alle Spirillen homogen, die meisten noch sehr lebhaft bewegt. Cladothrix zeigte noch vielfach Plasmolyse, die beim Auswaschen mit Wasser zurückging.

Diese wenigen Versuche genügen, um zu zeigen, dass in schwachen Salzlösungen die nach der Wiederausdehnung des Protoplastes vorübergehend aufgehobene Bewegung später wieder beginnt und mindestens 48 Stunden lang sich erhalten kann. Die Versuche wurden auf längere Zeit nicht ausgedehnt.

c) Wiederbeginn der Bewegung nach dem Auswaschen. Sogleich mit der Plasmolyse tritt bei stärkeren Salzlösungen (5 % KNO_3 etc.) Unbeweglichkeit der Spirillen ein. Es war zwar nicht wahrscheinlich, aber doch auch nicht ganz ausgeschlossen, dass die Geisseln bei stärkeren Concentrationen doch noch eingezogen oder abgeworfen würden und deshalb die Bewegung sofort aufhörte. Lässt man Spirillen in 5 procentigem Salpeter allmählich eintrocknen, so wird man an den am Deckglas festklebenden Spirillen schon ohne jede Färbung die Geisseln vollkommen unverändert sehen können. Um zu zeigen, dass die Geisseln auch nicht ihre Fähigkeit der Bewegung verlieren, wenn sie kurze Zeit in starken Salzlösungen liegen, wurden gewöhnliche Deckglaspräparate benutzt, die bereits früher pag. 15 beschrieben wurden.

10 % KNO_3. Eintritt der Plasmolyse und vollkommene Ruhe 11 h. 23, vollständiger Rückgang der Plasmolyse und Fortdauer der Unbeweglichkeit 11 h. 26. Auswaschen mit Wasser 11 h. 29—11 h. 31, jetzt Wiedereintritt allgemeiner, lebhafter Bewegung. In einem zweiten Falle: Plasmolyse und Ruhe 11 h. 34, Rückgang der Plasmolyse 11 h. 38 bis 11 h. 40, Auswaschen 11 h. 45 bis 11 h. 50, jetzt Wiedereintritt allgemeiner, lebhafter Bewegung.

10% *NaCl* (= 16,8% KNO_3). Beim Eintritt der Plasmolyse vollständige Ruhe, nach dem Auswaschen mit Wasser tritt sofort wieder Bewegung lebhaft und allgemein ein.

Auch aus diesen Beobachtungen folgt also, dass die Geisseln nicht abgeworfen worden sein konnten, da sie in so kurzer Zeit, in wenigen Minuten, nicht wieder hätten regenerirt werden können, denn zu ihrer Entwickelung ist, wie im dritten Theil gezeigt werden wird, sicherlich 1/4 Stunde erforderlich. Dass sie nicht eingezogen und schnell wieder hervorgestreckt werden, lehrt an günstig liegenden Individuen die unmittelbare Beobachtung.

d) Gebeizte Präparate. Schon aus dem Fortbestehen der Bewegung plasmolysirter Spirillen in schwachen Salzlösungen ergab sich, dass die Geisseln nicht eingezogen oder abgeworfen werden. Auch an Spirillen, die entweder der Präparations-Plasmolyse anheimgefallen oder nach meiner neuen Methode auf dem Deckglas plasmolysirt und so fixirt worden sind, lässt sich das Verhalten der Geisseln leicht nachweisen. Sie werden niemals eingezogen und sind an den plasmolysirten Spirillen ebenso schön erhalten, wie an anderen. Der Inhalt der Spirillen erleidet bei der Plasmolyse sehr mannigfaltige Zerreissungen und Durchschnürungen, worauf schon auf pag. 27 hingewiesen wurde. Wenn der Protoplast aus dem Ende sich zurückzieht, so bleibt immer ein Rest, oft ein kaum noch wahrnehmbarer Rest davon an der Ursprungsstelle des Geisselbüschels haften, die Stelle bezeichnend, wo zwischen Inhalt und Bewegungsorgan jedenfalls der organische Zusammenhang, die physiologische Verbindung zu suchen ist. Ein Vergleich der Fig. 1—10, Taf. I, wird diese sehr beachtenswerthe Thatsache besser als alle Worte veranschaulichen. Bei Spirillen habe ich niemals gesehen, dass gar keine Spur des Inhaltes an der Anheftungsstelle der Geisseln zurückgeblieben wäre. Oft allerdings, wie in Fig. 7, Taf. I, ist dieser Rest so dürftig, dass er nur noch als gefärbtes Pünktchen erscheint. Wenn, wie in Fig. 5, 10, 11, Taf. I, ein etwas grösserer Rest zurückbleibt, dann entstehen Bilder, wie das von Bütschli[1]) dargestellte. Es erscheint dann im Ende ein schmaler gefärbter Saum, wohl derselbe, den Bütschli als Rindenschicht gedeutet

1) Bau der Bakt., Fig. 6b.

hat. Alle hier wiedergegebenen Bilder sind nach gewöhnlichen Deckglaspräparaten mit Präparations-Plasmolyse gezeichnet, in anderen Präparaten, bei den mit 0,5 und 1 % KNO_3 oder mit 0,25 % $NaCl$ auf dem Deckglas plasmolysirt worden war, sind ganz die gleichen Zustände zu finden. Die Präparations-Plasmolyse führt nicht immer zu so scharfen Contractionen, wie die mit schwachen Salzlösungen, liefert aber dann gerade sehr werthvolle Bilder der eben beginnenden Zusammenziehung. Unter diesen wird man oft solche finden, welche an die bereits citirte Angabe Trenkmann's erinnern. Die Geisseln sind zwar nicht eingezogen, ihre Ursprungsstelle ist aber durch ein zartes, stark gefärbtes Fädchen mit dem aus dem Ende zurückgewichenen Inhalte verbunden. Trenkmann deutet diese Bilder dahin, dass hier eine theilweise Einziehung der Geisseln stattgefunden habe. Wenn man aber solche Zustände (Fig. 9 u. 11, Taf. I) genauer betrachtet, so wird man stets an der Geisselbasis jenen Protoplasmarest finden, der immer hier hängen bleibt. Dieses Restchen ist nur noch mit dem zurückgewichenen Protoplasten durch einen dünneren oder dickeren Protoplasmafaden verbunden, je nach dem Grade der Plasmolyse. Würde diese stärker geworden sein, so wäre der dünne Strang zerrissen unter Zurücklassung des geringen Inhaltsrestes an der Geisselbasis. Auf diese Weise erklären sich die Bilder, die zweifellos auch Trenkmann vorgelegen haben, als übliche Erscheinungen der Plasmolyse. Diese Zustände zeigen aber auch auf das Deutlichste, dass der Protoplast an der Ursprungsstelle der Geisseln mit diesen in fester Verbindung steht, die selbst eine starke Plasmolyse nicht zu zerreissen im Stande ist. Diese kleinen Reste werden jedenfalls beim Andauern der Bewegung auch während der Plasmolyse eine wichtige Rolle spielen.

2. *Choleravibrionen.*

Die drei bereits erwähnten Vibrionen, die mir vorlagen, verhielten sich vollkommen gleich. In allen Salzlösungen, die eben eine scharfe und allgemeine Plasmolyse hervorriefen, bestand die Bewegung ungeschwächt oder fast ungeschwächt fort, trotz der Plasmolyse. Für den Koch'schen Vibrio sei noch einiges Genauere angeführt.

Eine Lösung von 1 % Kalisalpeter wirkt nicht plasmolysirend und ist auch auf die Bewegung ohne jeden Einfluss. In 2½ % Salpeter tritt sofort eine allgemeine, scharfe Plasmolyse ein, die Bewegung dauert ohne merkliche Schwächung lebhaft und allgemein fort. Ganz eigenthümlich ist das Bild der munter herumschwärmenden Bakterien mit den glänzenden Kugeln des contrahirten Inhaltes. Die Bewegung erleidet auch später keine Schwächung, sie war, als eine Stunde nach dem Vermischen die Plasmolyse wieder allgemein verschwunden war, noch ebenso lebhaft wie im Anfang. Dagegen hört in 5 % Salpeter sofort alle Bewegung auf, sie kehrt auch nicht in kurzer Zeit wieder, denn eine Stunde nach dem Vermischen, als alle Individuen beinahe wieder homogen waren, bot der hängende Tropfen immer noch den Gesammteindruck der Bewegungslosigkeit dar, nur vereinzelte führten schwache Bewegungen, „Vorstösse" oder „Schwimmversuche", wie Wladimiroff sagt, aus. Derselbe Zustand war auch zwei Stunden später noch vorhanden.

In 1,25 % NH_4Cl (= 2,4 % KNO_3) besteht ebenfalls trotz allgemeiner Plasmolyse die Bewegung fast ungeschwächt fort, fängt aber nach 12 Minuten an etwas nachzulassen und ist 50 Minuten nach dem Vermischen recht deutlich geschwächt, aber doch immer noch recht verbreitet. Als das Präparat 17 Stunden alt war, hatte die Bewegung vollständig aufgehört, die Vibrionen waren wieder homogen.

Rohrzucker, 15 %, plasmolysirt sofort wundervoll und ohne jede Schwächung oder Beschränkung der Bewegung. Diese nimmt auch später nicht ab und ist nach einer Stunde, wo alle Individuen wieder homogen sind, noch ebenso stark und allgemein wie am Anfang. Derselbe Zustand war auch zwei Stunden später noch vorhanden.

Durch 1,25 % NaCl wird sofort alles stark plasmolysirt, ohne die geringste Beeinträchtigung der Bewegung. Als nach zehn Minuten schon die Plasmolyse wieder verschwunden war, wimmelten die Vibrionen in unveränderter Lebhaftigkeit durcheinander. Auch 17 Stunden nach dem Vermischen war die Bewegung noch sehr allgemein und lebhaft, nicht mehr geschwächt, als es bei so langer Zeit im Hängetropfen überhaupt geschieht. Etwas anders wirkt 2 % NaCl, das eine noch schärfere Plasmolyse

hervorbringt, gleich nach dem Vermengen ist eine kleine Abnahme der Bewegung bemerkbar. Aber schon nach fünf Minuten steigert sie sich wieder zu ursprünglicher Lebhaftigkeit, die auch nach dem Verschwinden der Plasmolyse (22 Minuten) andauert. Nach 17 Stunden war die Bewegung nahezu noch maximal.

In 10 % NaCl hört die Bewegung sofort auf und erscheint auch innerhalb 17 Stunden, also wahrscheinlich überhaupt nicht wieder.

In plasmolysirten und gebeizten Präparaten sind die Geisseln noch vorhanden, aber freilich glückt nicht immer schon das erste Präparat. Die beiden Fig. 12, Taf. III stellen Vibrionen vor, die mit 0,5 % NaCl auf dem Deckglas plasmolysirt und dann gebeizt waren.

3. *Typhusbacillen.*

Bei 1 % KNO_3 wird die Bewegung nicht geschwächt, der Inhalt contrahirt sich nicht. In 2 % KNO_3 ist gleich nach dem Vermischen eine schwache Abnahme der Bewegung, sowohl in Bezug auf die Lebhaftigkeit als auch auf die Verbreitung zu bemerken, aber schon nach kurzer Zeit ist diese Beeinträchtigung geschwunden. Mit 2½ % KNO_3, scharfe Plasmolyse, wird eine erhebliche Schwächung der Bewegung zunächst hervorgerufen, die aber schon nach 10—15 Minuten wieder zur typischen Lebhaftigkeit sich steigert unter allmählichem Rückgang der Plasmolyse. In 5 % KNO_3, allgemeine, wundervolle Plasmolyse, erlischt die Bewegung anfangs vollkommen, ist aber nach einer Stunde allmählich wieder zur alten Lebhaftigkeit nahezu zurückgekehrt, die Plasmolyse schwindet in derselben Zeit. Auch nach drei Stunden bestand die Bewegung nahezu maximal weiter. Sehr interessant und für Demonstrationen geeignet ist die Wirkung von 1,25 % Kochsalz, das sogleich eine, in den ersten Minuten noch sich steigernde, Plasmolyse hervorruft. Die Bewegung ist zunächst stark herabgesetzt, nimmt aber, trotz des Fortbestehens der Plasmolyse, schon in 5—10 Minuten wieder nahezu die ursprüngliche Lebhaftigkeit an. Da nun in 1,25 % NaCl die Plasmolyse nur langsam, etwas langsamer als in 2,5 % KNO_3, zurückgeht, so hat man Gelegenheit, 1—2 Stunden lang das eigenthümliche Schauspiel der lebhaft schwärmenden, scharf plasmolysirten

Bacillen zu verfolgen. Bei stärkster Durchschnürung des Inhaltes in zwei, die Pole einnehmende glänzende Kugeln bewegen sich die Stäbchen munter umher. Später, sechs Stunden nach dem Vermischen, hat die Bewegung abgenommen, die Plasmolyse ist noch theilweise erhalten, und ganz unabhängig davon ist der Rest der noch schwärmenden Stäbchen theils homogen, theils noch plasmolysirt.

Aehnlich wirkt 1,25 % NH_4Cl, nur gleicht sich die Schädigung der Bewegung nicht in dem Maasse wieder aus, wie bei Kochsalz. Gleich nach dem Vermischen ist sie sehr stark vermindert, nimmt aber schon nach 3—4 Minuten wieder zu und bleibt auf einem mittleren Zustande stehen, ganz unabhängig von der Plasmolyse. In 5 % NH_4Cl erlischt die Bewegung sogleich gänzlich und stellt sich auch nach $^3/_4$ Stunden nicht wieder ein.

Rohrzucker, 7,5 %, veranlasst keine Plasmolyse und keine Bewegungsstörung. Mit 10 % Zucker entsteht eine schnell sich steigernde wundervolle Plasmolyse mit vollständigem Stillstand der Bewegung. Diese ist zwar schon nach zehn Minuten wieder recht lebhaft, erreicht aber auch innerhalb sechs Stunden nicht einmal annähernd das Maximum, obgleich schon nach einer Stunde die Plasmolyse gänzlich geschwunden ist. Ein ebensolche, nicht wieder vergehende Verminderung der Bewegungen, bringt 15 % Rohrzucker hervor; sie ist zunächst ganz erloschen, erwacht nach 15 Minuten langsam wieder, so dass ungefähr 45 Minuten nach dem Vermischen, wenn die Plasmolyse wieder ausgeglichen ist, eine recht ansehnliche Bewegung herrscht. Dieser Zustand erhielt sich einige Zeit, ohne sich noch zu bessern; $6^1/_2$ Stunden nach dem Vermischen ist die Bewegung erloschen.

In gebeizten Präparaten (Taf. III, Fig. 16) erkennt man, dass die Geisseln nicht eingezogen worden sind, weder bei bipolarer Durchschnürung des Inhaltes, noch bei einheitlicher Zusammenziehung. Der Protoplast tritt hier oft vollständig von der Basis der Geisseln zurück, ohne erkennbaren Rest. Die verschiedene Dicke der plasmolysirten Stäbchen erklärt sich sehr leicht dadurch, dass die Zellhaut an den Stellen, aus denen der Inhalt sich zurückgezogen hat, entspannt wird und deshalb mehr oder weniger einfällt.

4. *Andere Bakterien.*

Der Bacillus der blauen Milch wird in 2 % KNO_3 nicht plasmolysirt, vereinzelte Individuen ausgenommen, die Bewegung ist nicht geschwächt. In 2½ % Salpeter tritt Plasmolyse bei andauernder, nicht deutlich geschwächter Bewegung ein. Eine starke Schwächung erleidet diese in 5 % KNO_3, wo sofort eine prachtvolle Plasmolyse entsteht. Immer bleiben noch sehr viele Bacillen lebhaft bewegt und bieten dabei wieder das merkwürdige Bild der Plasmolyse dar. Auf diesem Zustande verharrt der Bacillus unter sehr langsamem Zurückgange 1—2 Stunden. In 7,5 % KNO_3 hört sofort alle Bewegung auf und tritt auch innerhalb zwei Stunden nicht wieder ein.

Der fluorescirende Bacillus wird in 1,25 % NaCl fast allgemein plasmolysirt, ohne Abnahme der Bewegung. In 5 % KNO_3, scharfe Plasmolyse, ist die Bewegung zunächst stark gehemmt, steigert sich aber innerhalb 15 Minuten wieder recht ansehnlich, trotz des allgemeinen Fortbestehens der Plasmolyse. Aehnlich war das Verhalten auch noch nach 1½, 2, 2½ und 3½ Stunden. Auch jetzt war die Bewegung schön plasmolysirter Stäbchen noch recht verbreitet. Gebeizte Präparate dieser beiden Bakterien haben bisher keine schönen Bilder ergeben. Dagegen wurden noch bei zufälliger Präparations-Plasmolyse des Bacterium Termo und des Bacillus fluorescens longus sehr lehrreiche Zustände gefunden. Dieser fluorescirende zeigt verschiedenartige Contraction. In Fig. 18a, Taf. III ist eine plasmolysirte Kette mit erhaltenen Geisseln dargestellt. Fig. 18b, Taf. III zeigt ein Pärchen mit unipolarer Zusammenziehung des Inhaltes nach der gemeinschaftlichen Berührungsstelle. Die geisseltragenden freien Enden der Stäbchen sind vollkommen inhaltleer, die Geisseln schön erhalten. In Fig. 18c, einem in Theilung begriffenen Stächen, schnürte sich der Protoplast bipolar durch.

Von Bacterium Termo stellt Fig. 11, Taf. III zwei Stadien dar, das eine mit Contraction nach dem Geisselpol, das andere mit mittelständiger Protoplasmakugel. Der Geisselbüschel ist hier zu einem Zopf zusammengedreht und hängt an seiner Basis mit einem kleinen Restchen von Protoplasma zusammen. Sehr schöne Präparations-Plasmolyse stellen auch die Fig. 1—3,

[illegible]

[illegible] Fäden der [illegible] Der Protoplast [illegible] die Geisselbüschel [illegible]

II. [illegible] und Bewegung in ihrem Verhältniss zur Beschaffenheit des Substrates.

[illegible] in der Einleitung zum ersten Theile [illegible] beim Beginn meiner Untersuchungen [illegible] z. B. des Typhusbacillus, des [illegible] sondern für [illegible] zu halten. Aus dieser Annahme musste sich sofort die Frage [illegible] die Bakterien von den ihnen [illegible] oder dauernd zu befreien. [illegible] Beschaffenheit des Substrates [illegible] zu versuchen. Eine grosse Zahl von Kulturen wurde zu diesem Zwecke angestellt, die alle zu keinem Ergebniss führten. Als später durch andere Erfahrungen meine Vermuthung über die Natur der diffusen Geisseln sich als irrig erwiesen hatten, wurden einige der begonnenen Versuchsreihen noch fortgesetzt, um die Abhängigkeit der Geisselbildung und Bewegung von der Zusammensetzung des Substrates zu ermitteln. Die Untersuchungen wurden vorwiegend mit Bacillus subtilis angestellt, vergleichsweise wurden noch benutzt: Bacterium Termo (Bactrillum Pseudotermo), Bacillus fluorescens longus, ein typhusähnlicher Wasserbacillus und Bacillus Megaterium.

Die Beschaffenheit des Substrates wurde gewechselt betreffs: 1. der Kohlenstoff- und Stickstoffquelle, 2. des Gehaltes an Neutralsalzen, 3. des Gehaltes an giftigen Zusätzen. In allen Fällen wurde mit Nährlösungen resp. Heuinfus und Zusätzen gearbeitet.

Um bei der Beurtheilung der Kulturen nicht auf Abwege

zu gerathen, war es nothwendig, die Entwickelung des Heubacillus in einer Nährlösung ganz genau zu kennen, besonders auch rücksichtlich der Bewegung und Geisselbildung. Es empfahl sich der Einfachheit halber das Verhalten in Heuinfus als „typisch“ anzunehmen.

In Reagensgläsern mit 10—15 ccm Heuinfus entwickelt sich der Heubacillus bei 30° gewöhnlich folgendermaassen. Bei Aussaat von reinem Sporenmaterial tritt die Keimung, abgesehen von Unregelmässigkeiten, die durch das Alter der Sporen und andere Zufälligkeiten bedingt sind, 2—4 Stunden nach der Impfung allgemein ein. Die zweite Phase besteht in dem Eintritt allgemeiner Bewegung an den zunächst unbeweglichen Keimstäbchen und ihren ersten Theilproducten, ungefähr 7—8 Stunden nach der Aussaat. Als dritte Stufe der Entwickelung ist die Bildung einer zusammenhängenden, aus unbeweglichen Fäden bestehenden Haut zu betrachten, unter Fortdauer lebhaftester Bewegung, 12—15 Stunden nach der Aussaat. Ungefähr 20 bis 24 Stunden nach dieser herrscht, als nächste, vierte Phase, allgemeine Sporenbildung in den unbewegten Hautketten. Die Bewegung ist jetzt zwar noch lebhaft und verbreitet, aber zeigt doch schon eine kleine Abnahme. Am 2.—3. Tage ist die fünfte Stufe erreicht, die Haut besteht nur noch aus freien Sporen, die Schwärmer haben deutlich abgenommen. Die Schlussphase fällt auf den 5.—6. Tag, bewegliche Stäbchen sind zwischen den freien Sporen, die schon in grossen Mengen sich zu Boden senken, nur noch sehr vereinzelt, oft erst nach längerem Suchen zu finden, unbewegliche Stäbchen sind bald noch häufig, bald ebenfalls selten. Denselben Verlauf wie in schwach saurem Infus nimmt die Entwickelung auch in schwach alkalischem, dem z. B. soviel Aetzkali zugesetzt war, dass 100 ccm des Infuses 0,1 g enthielten. Buchner[1]) hat bereits darauf hingewiesen, dass schwach saurer Infus, so wie er bei der üblichen Bereitungsweise gewonnen wird, den Bacillus vortrefflich ernährt, ohne eine Hemmung durch die Reaction.

Der Heubacillus wächst in dem Infus bei 30° meistens in der geschilderten Weise, zuweilen, wie wohl kaum erwähnt zu werden braucht, mit etwas langsamerem Eintritt der einzelnen Phasen.

1) Nägeli, Untersuchungen über niedere Pilze, 1882, p. 143.

In ca. 500 Infuskulturen wurde nur einige wenige Male keine oder doch nur eine sehr wenig ausgebreitete Schwärmbewegung beobachtet. In gebeizten Präparaten liessen sich aber auch dann, selbst bei völliger Unbeweglichkeit, die typischen Behänge diffuser Geisseln nachweisen. In allen diesen Fällen trat dann verspätet auch noch Schwärmbewegung ein. Gerade diese bewegungslosen und doch geisseltragenden Kulturen mahnen zur Vorsicht bei der Beurtheilung der Versuche mit verschiedenen Nährlösungen. Herrscht in diesen Bewegung, so ist auch mit voller Gewissheit auf das Vorhandensein der Geisseln zu schliessen, fehlt dagegen die Bewegung, so brauchen diese deshalb nicht gleichfalls zu fehlen. Keine Bewegung ohne Geisseln, aber nicht: keine Geisseln ohne Bewegung.

Eine weitere Fehlerquelle liegt in der zuweilen sehr gesteigerten Empfindlichkeit der Geisseln gegenüber der Präparation. In den meisten Fällen sind an beweglichen Stäbchen auch die Geisseln sicher nachzuweisen, in manchen Fällen kann man aber die Beobachtung machen, dass trotz lebhaftester Bewegung und trotz vorsichtigster Beize in den Präparaten fast gar keine Geisseln zu sehen sind, weder ansitzende noch abgeworfene. In anderen Fällen tragen die Stäbchen keine oder nur noch vereinzelte Geisseln, die Hauptmasse dieser liegt abgeworfen frei in dem Präparat umher.

Für beide Erscheinungen, das Ausbleiben der Bewegung beim Vorhandensein der Geisseln und die grössere Empfindlichkeit dieser in demselben Infus, der in anderen Kulturen typischen Verlauf der Entwickelung gestattete, vermag ich keine Erklärung zu geben. Hier würde eine neue umfangreiche Untersuchung einzusetzen haben.

Niemals habe ich beobachtet, dass in reinem Infus die Bewegung und Geisselbildung ganz unterblieben wäre, denn auch dort, wo anfangs selbst einige Tage Ruhe herrschte, trat noch eine verspätete Schwärmbewegung ein.

1. Verschiedener Nährwerth der Lösungen.

Ueber den Einfluss verschiedener Nährlösungen auf die Bewegung und Geisselbildung der Bakterien liegen nur zwei An-

gaben, die sich zufällig auf den Bacillus subtilis beziehen, vor. Brefeld[1]) erwähnt, dass bei Kulturen in möglichst verschiedenen Lösungen, deren Zusammensetzung er aber nicht mittheilt, mitunter die Schwärmzustände ausbleiben. Buchner[2]) behauptet, dass der Heubacillus auf einer benetzten, der Luft ausgesetzten Oberfläche immer unbeweglich sei, dass er in einer einprocentigen Asparaginlösung mit den nöthigen Mineralsalzen bei 25° C. gleichfalls keine Bewegung annehme und in zarten Wolken auf dem Grunde, ähnlich wie der Milzbrandbacillus in Fleischextractlösung, wachse. Die erste Angabe Buchner's ist schon dadurch widerlegt, dass der Heupilz auf Agar und Kartoffeln, die doch beide benetzte, der Luft ausgesetzte Oberflächen darbieten, ebenso lebhaft bewegt und ebenso dicht mit diffusen Geisseln besetzt ist, wie im Heuinfus. Die andere Behauptung Buchner's, betreffs der Asparaginlösung, hat sich auch nicht bestätigt, wie noch gezeigt werden soll.

Der Nährwerth der Lösungen wurde nach den von Nägeli[1]) aufgestellten Principien betreffs der Kohlenstoff- und Stickstoffquelle, gewechselt, die üblichen Mineralsalze (Dikaliumphosphat, schwefelsaures Magnesium und Gyps oder Chlorcalcium) wurden in bekanntem Verhältniss so zugesetzt, dass ihre Gesammtmenge $^1/_2$—1 ‰ betrug. Die schwach sauren Lösungen wurden theilweise sogleich verwendet, theilweise mit kohlensaurem Natron neutralisirt. Deutliche Alkalescenz wurde vermieden, um die Zersetzung der Lösungen beim Sterilisiren zu umgehen. Da bei der Herstellung der zu vergleichenden Nährlösungen immer die gleichen Mengen der Nährsalzlösung hinzugefügt wurden, so war auch immer die gleiche Acidität in den schwach sauren Lösungen vorhanden. Alle Kulturen wurden in Reagensgläsern mit 10—15 ccm Inhalt ausgeführt und bei optimaler Temperatur gehalten, also beim Heubacillus 30°, bei den anderen geeignete Zimmertemperatur.

Versuche mit Bacillus subtilis.

Als Aussaat diente reines Sporenmaterial aus Heuinfuskulturen, so dass die Entwickelung immer mit der Keimung der

1) Untersuchungen über Pilze, IV, p. 46, Anmerk. 2.
2) In Nägeli, Untersuchungen über niedere Pilze, 1882, p. 250.
3) Untersuchungen über niedere Pilze, 1882.

Sporen beginnen musste. Bei minderwerthigen Nährlösungen wird man oft sehr ungleiche Schnelligkeit der Entwickelung beobachten, z. B. bei drei Kulturen, die um dieselbe Zeit mit demselben Sporenmaterial geimpft wurden, in einer Kultur schon am ersten Tage deutliche Trübung, in den beiden anderen mehrere Tage anhaltendes Klarbleiben, dem erst viel später eine Entwickelung folgte. Es bleibt für diese auffällige Erscheinung nur die Erklärung übrig, dass die Sporen um so langsamer und weniger gleichmässig keimen, je mehr der Nährwerth der Lösung herabsinkt. Darauf wolle man bei ähnlichen Versuchen achten.

Alle diejenigen Stoffe, welche in Nägeli's grundlegenden Untersuchungen als sehr gute und gute Ernährer erkannt wurden, gestatten auch dem Heubacillus ein üppiges Gedeihen, lebhafte Bewegung und typische Geisselbildung. Eine grössere Anzahl solcher Lösungen wurde geprüft, sie mögen, da ihre Wirkung, abgesehen von der Schnelligkeit des Wachsthums, die gleiche war, nur kurz aufgezählt werden. Ihnen werden dann einige minderwerthige Lösungen folgen.

1. Pepton 1—3 %, Trauben- oder Rohrzucker 1 %, Liebig's Extract ½ % (diese Lösung natürlich ohne besonderen Zusatz von Mineralsalzen), als Lösung und als Agar und Gelatine benutzt. Bewegung und Geisselbildung ist gewöhnlich gleich vom ersten Tage ab sehr verbreitet und typisch, jedoch kann es hier, ebenso wie in reinem Infus vorkommen, dass trotz üppigsten Wachsthums die Bewegung erst am zweiten oder dritten Tage allgemein wird; jedenfalls tritt sie immer ein. Worauf die Verzögerung beruht, vermag ich nicht zu sagen, vielleicht könnte die zu üppige Ernährung die Ursache sein, gewissermaassen eine hypertrophische Entwickelung vorliegen. In der Lösung neigt der Bacillus sehr zur Schleimbildung, die Haut wird immer fadenziehend schleimig.

2. Liebig's Extract 1 % (neutral). Das Wachsthum ist entsprechend dem geringen Nährwerth ein mittelmässiges, Bewegung und Geisselbildung normal.

3. Leucin 0,7 %, Traubenzucker 3 %; die schwach saure und die neutralisirte Lösung haben gleichen Nährwerth, der dem des Infuses nahezu gleich kommt. Die Bewegung ist sehr lebhaft, die Geisseln sind typisch entwickelt.

4. Asparagin 1 %, Traubenzucker 3 %, sauer und neutral, von ähnlichem Nährwerth wie die vorige Lösung; Entwickelung gegenüber Heuinfus nicht gehemmt, schon am ersten Tage starke Trübung durch bewegliche Stäbchen und vollständige Haut auf der Oberfläche. Die Geisseln sind sehr schön entwickelt wie im Infus, sowohl in den sauren als auch in den neutralen Lösungen. Die Bewegung hat oft eine ausserordentliche Lebhaftigkeit, die im Infus nicht immer erreicht wird. Sporenbildung tritt zwischen dem ersten und zweiten Kulturtage ein. Dieselbe Ernährung gewährt auch eine Lösung von 1 % Asparagin und 1 % Traubenzucker.

5. Asparagin 1%, als gleichzeitige Kohlenstoff- und Stickstoffquelle, ernährt zwar ganz gut, aber doch zuweilen mit starker Hemmung, die besonders auch die Auskeimung der Sporen trifft. Diese kann sich um einen oder einige Tage verzögern, kann aber auch sogleich eintreten. In saurer und neutraler Lösung ernährt Asparagin gleich gut und gestattet lebhafte Bewegung und normale Geisselgestaltung. Die Schwärmer sind auch in dieser Lösung ausserordentlich mobil, so dass Buchner zu der Angabe, dass 1% Asparagin Bewegung und Geisselentwickelung des Heubacillus verhindere, wohl nur durch unreines Bakterienmaterial veranlasst wurde. Im Ganzen ist das Wachsthum des Heubacillus in reiner Asparaginlösung doch etwas geschwächt, wie ein Vergleich mit den Kulturen lehrt, die durch Zuckerzusatz eine besondere Kohlenstoffquelle erhalten hatten.

6. Harnstoff 1%, Rohrzucker 1% oder Harnstoff 0,5 %, Traubenzucker 3 %; beide Lösungen ernähren nur mässig gut und gestatten nur ein langsames Wachsthum, Haut- und Sporenbildung treten erst nach 4—6 Tagen auf, oder bleiben auch ganz aus, wenigstens innerhalb zwei Wochen. Eine kleine Begünstigung scheint die Neutralisation auszuüben. Die Bacillen sind immer viel schmächtiger und dünner als im Infus, und dementsprechend sind auch die diffusen Geisseln etwas zurückgeblieben, gebildet werden sie immer. Bewegung ist vorhanden, aber viel weniger lebhaft als in Infus und oft auch nicht allgemein.

7. Harnstoff 1 % (oder 0,8 %) vermag, wie bereits Nägeli[1]) für niedere Pilze im Allgemeinen gezeigt hat, zwar als

1) Untersuchungen über niedere Pilze, 1882, p. 3.

Stickstoffquelle zu dienen, wie z. B. auch in der vorigen Lösung, aber nicht gleichzeitig als Kohlenstoffquelle. Auch der Heubacillus vermag in reiner Harnstofflösung nicht zu gedeihen.

8. Weinsaures Ammon 1 %, Rohrzucker 1 % (oder 2 oder 3 % Traubenzucker) ernährt zwar gut, aber doch im Vergleich zu Heuinfus mit einer kleinen Hemmung. Bewegung ist lebhaft, Geisseln normal; die Bacillen erscheinen oft etwas schmächtiger als im Infus.

9. Weinsaures Ammon 1 %, als combinirte Kohlenstoffstickstoffquelle, vermag weder in schwach saurer noch in neutraler Lösung den Heubacillus zu ernähren, eingesäte Sporen keimten gar nicht aus, auch nach 10—18 Tagen nicht.

10. Salpetersaures Ammon 0,5 %, Glycerin 2 %, Traubenzucker 2 %, schwach saure und neutrale Lösungen haben ungefähr den gleichen Nährwerth, eine ganz geringe Förderung ist aber an den neutralen doch zu erkennen. Im Allgemeinen nähren die genannten Stoffe nur mittelmässig, mit bemerkbarer Verzögerung, deutlich trübt sich die Flüssigkeit erst am zweiten oder dritten Tage, am dritten oder vierten Tage hat sich dann auch eine schöne Haut mit Sporen gebildet. Die Bewegung und Geisselbildung sind gewöhnlich nicht nachtheilig beeinflusst, nur zuweilen sind die Geisseln gegenüber der Präparation empfindlicher als sonst, auch die Bewegung kann, besonders in den sauren Lösungen, etwas stocken.

Eine Lösung von 0,5 % salpetersaurem Ammon und 2 % Traubenzucker ergiebt die gleichen Resultate; das Glycerin wurde zugesetzt, um einen Vergleich mit der zwölften Mischung zu haben.

11. Salpetersaures Ammon 0,5 %, Mannit 1 % ernährt ebenfalls mittelmässig, aber erweist sich deutlich minderwerthiger als die vorige. In meinen Notizen fehlt durch ein Versehen ein Vermerk über die Bewegung, ich vermuthe aber, dass sie vorhanden gewesen ist. In den 23 Stunden alten Kulturen waren die Geisseln noch in der Entwickelung begriffen, in 30 und 47 Stunden alten waren sie fertig ausgebildet, vollkommen denen in Heuinfus entsprechend.

12. Salpetersaures Ammon 0,5 %, Glycerin 2 %. Diese minderwerthige Lösung gestattet nur ein langsames Wachsthum, das bei schwach saurer Reaction noch langsamer verläuft als

bei neutraler; erst am zweiten und dritten Tage nach der Impfung tritt gewöhnlich eine deutliche Trübung ein, Haut- und Sporenbildung folgen viel später erst nach; eine gewisse Regelmässigkeit ist kaum noch zu erkennen. Die Beweglichkeit unterliegt grossen Schwankungen, bald sind alle Stäbchen unbeweglich, bald mehr oder weniger allgemein bewegt, die Bewegung selbst ist oft matt, zuweilen auch lebhaft; die neutralisirten Kulturen unterscheiden sich hierin wesentlich von den sauren, diese machen gewöhnlich den Gesammteindruck vollständiger Ruhe, jene, die neutralen, zeigen fast immer Bewegung. Ganz fehlt diese auch in den scheinbar unbewegten sauren Kulturen niemals, beschränkt sich aber gewöhnlich auf vereinzelte Stäbchen, die man oft lange suchen muss; von ungefähr 20 sauren Kulturen waren nur eine oder zwei durch allgemeinere Bewegung ausgezeichnet.

Sehr vorsichtig muss man in der Beurtheilung der Präparate betreffs der Geisseln sein. In den gewöhnlich gut bewegten neutralen Kulturen wird man auch das Vorhandensein der Geisseln zu erwarten haben, die Präparate bestätigen dies, die Geisseln sind typisch entwickelt. In den sauren Kulturen könnte ja die meist herrschende Unbeweglichkeit entweder nur durch einen Starrezustand der zwar entwickelten Geisseln oder durch deren gänzliches Fehlen überhaupt bedingt sein. Im letzteren Falle würde ein sehr bemerkenswerther Einfluss der Nährlösung vorliegen. Gebeizte Präparate, die man ohne Kenntniss der im III. Theile besprochenen Erscheinungen beurtheilen würde, könnten leicht zu Fehlschlüssen verleiten. Man darf nicht übersehen, dass in der benutzten Nährlösung, besonders bei schwach saurer Reaction, nur ein schwächliches Geschlecht langsam heranwachsen kann, wie schon die schmächtigen Stäbchen zeigen. Die Schwächung erstreckt sich selbstverständlich auch auf die Geisseln, die den Einwirkungen der Präparation weniger gut Widerstand leisten können, als wenn sie im Heuinfus sich entwickelt hätten. Da ausserdem der Glyceringehalt der Nährlösung eine starke Verdünnung verlangt, so werden die Geisseln leicht verquellen und auch durch die beste Beize nicht mehr sichtbar werden. Ferner beeinträchtigt noch die Zuverlässigkeit der Präparate folgender Umstand: weil stark verdünnt werden muss, muss man, um nicht zu wenig Bakterien in das Präparat zu bekommen,

wenigstens bis zum zweiten oder dritten Kulturtage warten, bis die Vermehrung sich gesteigert hat. Während dieser ganzen Zeit sind die Bakterien der nachtheiligen Einwirkung der ihnen nicht zusagenden Lösung ausgesetzt gewesen und haben die ursprünglich vorhandenen Geisseln abgeworfen. Kurz, das Resultat wird oft sein, dass man keine oder nur an vereinzelten Bacillen Geisseln findet. In besser gelungenen Präparaten wird sich gewöhnlich zeigen, dass viel mehr Bacillen Geisseln tragen, als nach dem sehr vereinzelten Vorkommen von Schwärmern zu erwarten war. Es kann sich dies Missverhältniss so steigern, dass im hängenden Tropfen nur sehr vereinzelt ein bewegliches Stäbchen sich zeigt, in den gefärbten Präparaten aber fast alle oder doch die meisten Bakterien Geisseln von typischer Zahl, Grösse und Anordnung tragen. Ein solches Präparat entscheidet mehr, als viele andere ohne Geisseln, es lässt den wahren Sachverhalt unzweideutig erkennen. Auch in der sauren Lösung werden zunächst an den Bacillen die üblichen Geisseln entwickelt, nur fehlt ihnen der erforderliche Anstoss zur Bewegung, die ausnahmsweise auch allgemein, immer vereinzelt vorhanden ist. Wenn dieser Zustand der Geisselstarre anhält, so werden die Geisseln empfindlicher, hinfälliger, sie lösen sich schon in der Kultur vielleicht ab oder werden sicherlich beim Herstellen der Präparate abgeworfen und verquellen. Man vergleiche hierzu noch die 14. Lösung und das dritte Capitel dieses Theiles.

13. Chlorammonium 1 %, Traubenzucker 3 % hat ungefähr denselben Nährwerth wie eine Mischung von 0,5 % salpetersaurem Ammon und 3 % Traubenzucker; die neutrale Reaction befördert das Wachsthum deutlich. Die Bewegung in der neutralen Lösung ist gewöhnlich lebhafter, die Geisseln sind ohne merklichen Einfluss der Reaction typisch entwickelt.

14. Chlorammonium 1 %, Glycerin 1 %; diese Lösung hat ungefähr denselben geringen Nährwerth wie die unter No. 12 besprochene; ebenso wie dort entwickeln sich die neutralen Kulturen gewöhnlich etwas günstiger als die schwach sauren und enthalten zahlreiche Schwärmer, die in den sauren nur ganz vereinzelt vorkommen. Auch in diesen vorwiegend unbeweglichen Kulturen ist die Entwickelung der Geisseln nicht unterdrückt, ihr Nachweis in dem gebeizten Präparat begegnet denselben Schwierigkeiten wie in der Mischung No. 12.

Versuche mit anderen Bakterien.

Alle gut ernährenden Lösungen begünstigen auch die Beweglichkeit des Bacterium Termo (Bactrillum Pseudotermo) und des typhusähnlichen Wasserbacillus und bieten für die Untersuchung kein besonderes Interesse. Dieses wendet sich den minderwerthigen Lösungen zu, in denen beim Heubacillus die Bewegung ganz oder fast ganz ausbleibt, obgleich die Geisseln entwickelt sind. Bei den beiden genannten, lebhaft bewegten Bakterien wurde eine dieser ungünstigen Lösungen, 0,5 % salpetersaures Ammon + 2 % Glycerin, in schwach saurer und neutraler Reaction geprüft. Im letzteren Falle zeigt sich eine starke Förderung des Wachsthumes gegenüber der sauren und ausserdem allgemeine, lebhafte Bewegung. In der sauren Kultur wird man meistens, wie beim Heubacillus, nur einzelne bewegliche finden, ausnahmsweise wurden bei Bacterium Termo auch allgemein Schwärmer beobachtet. Schon hieraus würde folgen, dass die Geisselbildung nicht unterdrückt werden kann. In der That ergaben auch glückliche Präparate aus unbeweglichen Kulturen Geisseln an den meisten Individuen.

2. Gehalt an Neutralsalzen.

Ueber den Einfluss stärkerer Salzlösungen auf bewegliche Bacterien sind mir nur zwei Mittheilungen bekannt, die bereits erwähnte Arbeit von Wladimiroff[1]), der nur vorübergehend die auf anderem Substrat erwachsenen Bakterien in die Salzlösungen brachte, und die Arbeit von Zopf[2]) über Bacterium vernicosum aus amerikanischem Baumwollensaatmehl, das er auch in Lösungen mit hohem Salzgehalt kultivirte. Zopf richtete sein Augenmerk hierbei auf die Vermehrung im Allgemeinen, die Säurebildung und sichtbare Gasentwickelung, verfolgte aber nicht näher die Wirkung der Concentration auf die Eigenbewegung. Meine Untersuchungen dürften deshalb wohl geeignet sein, eine Lücke auszufüllen. Berechnet man für einige der von Zopf angegebenen

1) l. c., Zeitschr. f. Hygiene X, 1891.
2) Beiträge zur Morphologie u. Physiol. niederer Organismen, Heft I, 1892.

Salzconcentrationen, bei denen kein Wachsthum mehr stattfand, die Salpeterwerthe, so ergiebt sich Folgendes: Zopf fand für Chlornatrium 20 %, für Chlorkalium 12 %, Salmiak 10 %, das giebt als Salpeterwerthe: 3,42, 1,61, 1,9. Schon aus diesen Zahlen würde hervorgehen, dass die Wachsthumshemmung durch Salzlösungen, nicht durch deren osmotischen Druck allein veranlasst wird, denn sonst müsste doch wenigstens bei annähernd isotonischer Concentration die Entwickelung aufgehört haben. Zopf selbst hat diese Frage gar nicht berührt.

Zum Vergleich sei erwähnt, dass Eschenhagen[1]) für Schimmelpilze (Aspergillus niger, Penicillium glaucum, Botrytis cinerea) gleichfalls keine isotonischen Grenzconcentrationen für das Wachsthum fand, die Differenzen für verschiedene Stoffe waren nicht ganz so grosse wie beim Bacterium vernicosum.

Meine Untersuchungen wurden vorwiegend an Bacillus subtilis ausgeführt, wie schon erwähnt, Anfangs in der stillen Hoffnung, die muthmasslichen, geisselähnlichen Spirillen dadurch zu unterdrücken. Als später diese Fragestellung ihre Berechtigung verloren hatte, tauchte eine andere auf, die zur Fortsetzung der Versuche führte. Streng osmotische Messungen waren nicht beabsichtigt, weshalb als Nährlösung meistens Heuinfus benutzt wurde, der zwar immer genau in derselben Weise von demselben Heu bereitet wurde, aber doch in seiner Zusammensetzung auch dann noch schwanken kann. Eine kleine Correctur dieser Fehlerquelle wurde dadurch erreicht, dass auf einmal von einer grösseren Menge Infus Kulturen mit verschiedenem Salzgehalt hergestellt wurden. Die Procentangaben sind auf 100 ccm Infus zu verstehen.

Da bei stärkerem Salzgehalt des Infuses die Bewegung abnimmt und endlich ganz erlischt und auch die Geisselbildung zuweilen fast gänzlich auszubleiben scheint, so frug es sich, ob es auf diese Weise nicht möglich sei, die Geisselbildung dauernd und erblich zu unterdrücken, so dass sie auch in reinem Infus nicht wieder zurückkehrte. Wäre dies gelungen, so würde ein Erfolg von grosser Bedeutung für allgemein entwickelungsgeschicht-

---

1) Ueber den Einfluss verschiedener Lösungen auf Schimmelpilze, 1889. Leipziger Dissertation.

liche Probleme erzielt worden sein. Ein Beispiel für eine dauernde Unterdrückung einer wichtigen morphologischen Eigenschaft schien ja in den Versuchen französischer Forscher über den Bacillus Anthracis vorzuliegen. Roux[1]) fand, dass der Milzbrandbacillus in alkalischer Kalbsbouillon mit Zusätzen von 0,08, 0,1 und 0,12% Carbolsäure schon nach zehntägiger Kultur die Fähigkeit der Sporenbildung verliert. Wurde aus solcher sporenfreien Kultur in reine Bouillon übergeimpft, so wurden auch hier keine Sporen erzeugt, selbst nach 15—30 Tagen nicht. Auch auf Gelatine, Serum und Agar war die Bildung von Sporen nicht wieder herbeizuführen. Solche asporogene Milzbrandbacillen behalten zwar ihre Virulenz, gehen aber bei 33° ungefähr nach etwas mehr als einem Monat zu Grunde, bei Zimmertemperatur waren sie noch nach 155 Tagen entwickelungsfähig. Hier schien, fast ein Wunder, die erbliche Unterdrückung einer der wichtigsten morphologischen Eigenschaften des Bacillus Anthracis erreicht. Freilich enthielten die asporogenen Fäden oft glänzende Körnchen, viel kleiner als die Sporen zwar und widerstandslos gegen Hitze, aber doch sicherlich als Rudimente der Sporen aufzufassen. Roux hat diesen Bildungen wohl zu wenig Beachtung geschenkt. Auf sie geht Phisalix[2]) näher ein, der durch eine Temperatur von 42 oder 43° den Bacillus asporogen machen und gleichzeitig in der Virulenz stark abschwächen konnte. Durch fortgesetzte Züchtung bei 42—43° wurde in der zwölften Kultur der Milzbrandbacillus asporogen, bildete aber, wenn er durch den Körper einer Maus hindurchkultivirt wurde, wieder Sporen. Die 14. Kultur lieferte eine Rasse, die nicht mehr für Meerschweinchen, wohl aber für Mäuse virulent war, aber auch wenn sie deren Körper passirt hatte, keine Sporen mehr bildete. Aus der 20. Kultur entnommene Bacillen waren auch für Mäuse invirulent und blieben asporogen. Soweit die erste Mittheilung, die von

1) Bactéridie charbonneuse asporogène. Annales d. l'Instit. Pasteur, 1890, IV, p. 25.

2) De la transmission héréditaire de caractères aquis par le Bacillus Anthracis sous l'influence d'une températur dysgénésique, Comptes rendus, Paris 1892, 114. Bd., p. 684 und Regénération expérimentale de la propriété sporogène chez le Bacillus Anthracis qui en a été préalablement destitué par la chaleur, Comptes rendus, Paris 1892, 115. Bd., p. 253.

den glänzenden Resten der Sporen nichts erwähnt und deshalb scheinbar einen glänzenden Erfolg der Kultur beschreibt. Ganz anders nimmt sich dieser in der zweiten Mittheilung aus, die sich mit dem Wiedergewinn des Sporenbildungsvermögens beschäftigt. Hier wird[1]) hervorgehoben, dass der durch Temperaturerhöhung asporogen gemachte Bacillus glänzende Kügelchen, rudimentäre Sporen, enthält, die vollkommen das Aussehen echter Sporen haben und sich nur durch ihre geringere Widerstandskraft gegen Hitze von solchen unterscheiden. Eine morphologische Umwandlung war also gar nicht erreicht, wohl nur eine physiologische. Ebenso wie der Carbolsäurezusatz Roux's wirkte die Temperatursteigerung, die Phisalix anwendete, schwächend auf den Bacillus, und zwar in jeder Beziehung, nicht bloss auf seine Sporenbildung. Phisalix konnte in Bouillon, der einige Tropfen Meerschweinchenblut zugesetzt waren, den Wiedereintritt allgemeiner Sporenbildung zwar herbeiführen, aber nicht gleich in der ersten Kultur. Der geschwächte Bacillus musste sich erst erholen, bis er wieder in voller Kraft Sporen erzeugen konnte. So verlieren, meiner Ansicht nach, die an und für sich ja sehr interessanten Beobachtungen von Roux und Phisalix die Tragweite, die sie zunächst zu besitzen schienen. Eine erbliche Unterdrückung einer morphologischen Eigenschaft war nicht erreicht und nicht erwiesen. Nach diesen Erfahrungen waren auch meine Hoffnungen betreffs der Wirkung starker Salzlösungen auf Geisseln und Bewegung nicht sehr hoch gespannt. Die Versuche haben auch, abgesehen von einigen flüchtigen Scheinerfolgen, keine positiven Resultate ergeben. Eine Wiederholung und weitere Ausdehnung solcher Versuche dürfte aber doch anzuempfehlen sein.

Versuche mit Bacillus subtilis.

a) Heuinfus mit Chlorammonium. Bei einem Zusatz von 2 % NH_4Cl (= 3,8 % KNO_3) verläuft die Entwickelung etwas langsamer als in reinem Infus, allgemeine lebhafte Bewegung beginnt erst nach ungefähr 40 Stunden, die Geisseln sind typisch entwickelt. Am ersten Tage herrscht Kettenwuchs entschieden

1) l. c., 115. Bd., p. 255.

vor, Bewegung fehlt bis auf vereinzelte Stäbchen noch gänzlich. Trotzdem sind bereits die Geisseln allgemein vorhanden. Aehnliche Erscheinungen wurden bei 3 % NH_4Cl (= 5,7 % KNO_3) beobachtet, nur trat die Bewegung, obgleich die Geisseln reichlich sich entwickelt hatten, gar nicht oder erst am dritten oder vierten Kulturtage ein. Sehr zahlreiche Kulturen wurden mit 4 % (= 7,6 % KNO_3) ausgeführt. Der Erfolg war ein verschiedener, sowohl in Bezug auf die Bewegung, als auch scheinbar in Bezug auf die Geisselbildung. Unbeweglich blieben 34 Kulturen, in drei Kulturen waren vereinzelte bewegliche schon am ersten Tage vorhanden, eine Zunahme der Bewegung fand aber nicht statt, in 31 Kulturen endlich kamen schon am ersten Tage, vielleicht 16—20 Stunden nach der Impfung, zahlreiche bewegliche Stäbchen und kürzere Kettchen vor, die sich am zweiten Tage oft so vermehrt hatten, dass die Salmiakkultur von einer reinen Infuskultur nicht mehr zu unterscheiden war. Einige Male trat eine volle Uebereinstimmung schon am ersten Tage hervor, die Salmiakkultur wimmelte von Schwärmern. Solche lebhaft bewegte Kulturen boten keine Aussicht, die Geisseln und die Bewegung durch längere Kulturreihen zu unterdrücken. Dagegen wurden solche Kulturen, in denen keine Bewegung zu erkennen war, zum Ausgangspunkt einiger solcher Reihen benutzt, freilich auch ohne Erfolg.

In einer frischen, unbeweglichen Salmiakkultur wird man ein verschiedenes Verhalten der Geisseln beobachten können: ungefähr 24 Stunden nach der Impfung sind alle die unbeweglichen, geraden und geknickten Ketten und Kettchen dicht mit Geisseln besetzt, ebenso die etwa vorhandenen unbeweglichen Stäbchen; man wird in den Präparaten wenige Bacillen ohne Geisseln sehen; am nächsten Tage, wo bereits freie Sporen reichlich vorhanden sind, fehlt ebenfalls die Bewegung, Geisseln sind aber gar nicht mehr oder nur noch vereinzelt zu sehen. In einer anderen eintägigen Kultur wird sich zeigen, dass alle Geisseln abgeworfen sind, sie liegen in unzähligen Mengen zwischen den geisselfreien Bacillen; es hatte auch hier keine Bewegung geherrscht. In einer dritten, ebenso alten Kultur werden nur ganz vereinzelte Kettchen Geisseln tragen. Kurz, eine bestimmte, auf den Salzzusatz zurückführbare Regelmässigkeit wird man vermissen;

gesteigert ist nur die Unregelmässigkeit, die man gelegentlich und ausnahmsweise, ohne erkennbare Ursache, auch in reinem Infus beobachtet.

Impft man nun aus einer solchen ersten, unbeweglichen Salmiakkultur in eine zweite, aus dieser in eine dritte etc. über, so wird sich gleichfalls eine grosse Unregelmässigkeit zeigen. Bald wird es den Anschein haben, als ob wirklich bei reihenweiser Weiterzüchtung in 4 % Salmiakkulturen unter fortdauernder Unbeweglichkeit auch allmählich die Ausbildung der Geisseln mehr und mehr unterdrückt würde, bald wird nach einigen, solche Erfolge aufweisenden Kulturen, plötzlich eine wiederum allgemeine Geisselbildung an den bewegungslosen Stäbchen und Ketten zeigen. Wie bei den Präparaten aus minderwerthigen Nährlösungen ist man auch hier sehr leicht Täuschungen und Irrthümern betreffs der Geisselbildung ausgesetzt. Ich will nur ein Beispiel statt vieler hier kurz erläutern. Reines Sporenmaterial, das in Heuinfus zu lebhaft schwärmenden Stäbchen mit typischen Geisselbehängen heranwuchs, lieferte in einem 4procentigen Salmiakinfus eine vollkommen bewegungslose Nachkommenschaft, die, 17 Stunden nach der Aussaat untersucht, nur sehr wenige Geisseln trug, fast alle Bacillen und Kettchen waren frei davon. Auch abgeworfene Geisseln waren nicht zu finden. Als aus dieser ersten Kultur eine zweite mit 4 % Salmiak geimpft worden war und 18 Stunden nach der Aussaat untersucht wurde, fehlte wiederum jede Bewegung, eine verhältnissmässig grosse Zahl von Stäbchen und Kettchen trug aber typische Geisseln, die an vielen noch in Entwickelung begriffen waren. Eine dritte mit No. 2 geimpfte Kultur war wiederum bewegungslos, wurde aber auf Geisseln nicht untersucht. Die hiermit geimpfte Salmiakkultur No. 4 war 26 Stunden nach der Aussaat schön angewachsen und vollkommen unbeweglich; gebeizt ergab sich, dass viele Bacillen und Kettchen typische Geisselbehänge trugen, andere waren nur noch mit vereinzelten Geisselfädchen besetzt, andere waren vollkommen frei davon; abgeworfene Geisseln fanden sich vereinzelt in dem ganzen Präparat. In der nächsten, fünften, ebenfalls ganz unbeweglichen Kultur fehlten gleichfalls die Geisseln nicht gänzlich, waren aber auf einige wenige Bacillen, deren Hauptmasse frei davon sich erwies, beschränkt. In der sechsten, siebenten

und achten Kultur dieser Reihe schien bei andauernder Bewegungslosigkeit auch die Geisselbildung fast ganz unterdrückt zu sein, die 24, 38 und 18 Stunden nach der Impfung hergestellten Präparate waren beinahe ganz frei von Geisseln. Die neunte Generation, 15 Stunden nach der Aussaat untersucht, war vollkommen bewegungslos, die Stäbchen und Kettchen trugen, bis auf wenige Ausnahmen, keine Geisseln. Dagegen enthielt das Präparat eine Unmenge freie, abgeworfene Geisseln auf allen Stadien der Verquellung. Neben solchen, die noch stark sich gefärbt hatten und ihre gewöhnliche Dicke besassen, lagen nur noch matt gefärbte, mehr oder weniger aufgequollene Geisselfäden. Viele von ihnen waren bereits bis zur Unkenntlichkeit zersetzt. Die Zahl der abgeworfenen Geisseln war so gross, dass mit ihnen alle im Präparat vorhandenen Stäbchen und Kettchen hätten besetzt werden können. Die Ablösung der Geisseln war thatsächlich auch erst während der Herstellung der Präparate erfolgt.

Die nächste, zehnte Kultur, 12 Stunden nach ihrer Anlegung geprüft, war unbeweglich und nahezu frei von Geisseln, auch keine abgeworfenen waren zu finden. Reiner Infus mit Kultur 9 geimpft, ergab eine Kultur, die 12 Stunden alt zwar ganz unbeweglich war, aber im gebeizten Präparat wieder durch eine Unmenge freier, abgeworfener Geisseln überraschte. Am nächsten Tage war diese Kultur lebhaft und allgemein bewegt.

Aehnliche Erfahrungen wie in dieser Versuchsreihe wiederholten sich bei einigen anderen auch. Aus Allem geht hervor, dass auch beim Ausbleiben der Bewegung die Geisseln dennoch gebildet werden, aber leichter den nachtheiligen Einwirkungen der Präparation unterliegen als sonst. Diese verlangt bei den salzreichen Kulturen immer eine sehr starke Verdünnung mit Wasser, damit der eintrocknende Tropfen nicht viel Salz enthält, das bei der Beizung stören würde. Das Uebertragen in das Wasser ist begreiflicher Weise eine sehr starke und plötzliche Verschiebung der Existenzbedingungen, stellt einen starken Gegensatz gegen das ursprüngliche Medium, in denen die Bakterien aufgewachsen sind, dar. Hier hatten die Geisseln zwar sich entwickelt, aber nicht die geeigneten Bedingungen für die Ausführung ihrer Bewegungen gefunden; es ist anzunehmen, dass sie

deshalb in einen empfindlicheren Zustand gerathen sind. Aus diesem erklären sich die verschiedenen Ergebnisse der Präparate, deren Eintrocknen gewöhnlich eine halbe Stunde dauerte, Zeit genug, damit die Geisseln bis zur Unkenntlichkeit verquellen oder vergehen können. Näheres über diese eigenthümliche Erscheinung wird man im 3. Capitel des III. Theiles finden.

Ganz die gleichen Erfahrungen wie mit 4 %, würde man mit 5 % NH_4Cl (= 9,4 % KNO_3) machen, nur würde die Kultur etwas langsamer anwachsen. Auch hier werden die Geisseln stets ausgebildet, Bewegung ist bald allgemein vorhanden, bald gänzlich unterdrückt. Neue freie Sporen findet man erst am dritten Tage.

Noch stärker ist die Hemmung in 6 % NH_4Cl (= 11,3 % KNO_3). Am ersten Tage haben die meisten Sporen der Aussaat noch nicht gekeimt, am zweiten Tage erscheint die Haut mit der ersten Anlage der Sporen und erst am vierten Tage besteht die Haut nur noch aus freien Sporen. Bewegung wurde bei 6 % nicht beobachtet, die Geisselbildung scheint etwas herabgedrückt, aber ist nicht gänzlich unterdrückt.

Bei 7 % NH_4Cl (= 13,2 % KNO_3) ist die Hemmung sehr stark, die Sporenkeimung ist auf den zweiten Tag verschoben, die Haut entsteht erst am dritten oder vierten Tage, am dritten erscheinen die ersten Sporen, am fünften sind freie Sporen in Massen vorhanden. Bewegung wurde nicht gesehen, Geisseln konnten in einem genau untersuchten Falle nicht nachgewiesen werden.

In 8 % NH_4Cl (= 15 % KNO_3) keimen die Sporen nicht mehr, nur zwei Sporen mit eben hervortretenden Keimstäbchen wurden gefunden, eine Weiterentwickelung trat auch innerhalb sechs Tagen nicht ein. Bei 9 % und 10 % NH_4Cl unterbleibt jede Keimung. Die Kulturen mit 8—10 % NH_4Cl wurden zunächst in Abständen von 4—6 Tagen nochmals mit Sporen aus reinem Infus geimpft, und als auch diese nach Ablauf von fünf Tagen nicht gekeimt hatten, wurde ein anderer Versuch gemacht. Zunächst wurden die Kulturen mit 8 und 9 % mit neuen Sporen aus einer 7procentigen NH_4Cl-Kultur geimpft; in 9 % trat auch nach drei Tagen keine Keimung ein, in 8 % herrschte schon am ersten Tage schöne Entwickelung, am fünften Tage begann die

Sporenbildung, die bis zum siebenten Tage zunahm, aber ohne dass bis dahin die Sporen aus den Stäbchen befreit worden wären. Bewegung fehlte, auf Geisseln wurde nicht geprüft. In 9 % NH_4Cl konnten auch die Sporen, die in 7 % entstanden waren, nicht auskeimen; es wurden nun die neuen Sporen aus 8 % eingeimpft, und als die erste Aussaat nach vier Tagen nicht gekeimt hatte, eine zweite und als auch diese nach drei Tagen erfolglos geblieben war, eine dritte ausgeführt Auch sie keimte innerhalb vier Tagen nicht aus. Allem Anschein nach ist somit bei 8 % NH_4Cl (= 15 % KNO_3) die Grenzconcentration für das Wachsthum erreicht.

Das in dieser Kultur gewonnene Sporenmaterial keimte in reinem Infus mit gewöhnlicher Schnelligkeit und lieferte typisch bewegte Heubacillen.

b) 3 % Pepton, 1 % Traubenzucker, 0,5 % Liebig's Extract mit Chlorammonium. Zusätze von 4 und 5 % NH_4Cl ergaben ausserordentlich lebhaft bewegte Kulturen und prachtvolle Geisseln. Auch hier herrschte am ersten Tage oft vollkommene oder fast vollkommene Ruhe und doch waren die Geisseln wundervoll entwickelt. Ueber die Zopfbildung in diesen Kulturen vergleiche man den III. Theil dieser Arbeit, 7. Capitel.

c) 1 % Asparagin + 1 % Traubenzucker + 0,5 % Nährsalze + 4 % NH_4Cl. Schnelles ungehemmtes Wachsthum, anfangs ohne Bewegung, trotz reicher Geisselbildung, später lebhaftes Wimmeln.

d) Infus mit Chlornatrium ergab bei schwächerem Zusatz dieselben ungleichmässigen Resultate wie Salmiak, bei stärkerem blieb die Bewegung regelmässig aus. Bei 5 % (= 8,6 % KNO_3), 6 % (= 10,3 % KNO_3), 7 % (= 12 % KNO_3), 8 % (= 13,7 % KNO_3), 9 % (= 15,4 % KNO_3) wurde in einer Versuchsreihe ungehemmtes Wachsthum und lebhafte Bewegung mit typischer Geisselbildung beobachtet. In anderen Versuchen mit 4,4 % NaCl (= 7,5 % KNO_3) unterblieb in einigen Kulturen die Bewegung, in anderen war sie allgemein. Durch Ueberimpfung in Kulturen mit steigender Concentration wurde als Grenze für die Entwickelung, die überdies auch hier stark gehemmt war, 12 % NaCl (= 20,52 % KNO_3) festgestellt. Bei

13 % und 14 % NaCl war auch auf diese Weise kein Wachsthum mehr zu ermöglichen. In 11 und 12 % erwachsenes Material lieferte in reinem Heuinfus wieder bewegliche Kulturen, in denen, ähnlich wie bei den Versuchen mit Salmiak, die Bewegung nicht gleich mit typischer Allgemeinheit sich einstellte.

e) 3 % Pepton, 1 % Traubenzucker, 0,5 % Liebig's Extract + 4, 4,5 oder 5 % NaCl ergab von Anfang an lebhaft bewegte Kulturen mit typischen Geisseln.

f) Infus mit Chlorkalium lieferte dieselben Erfolge wie Chlornatrium. Bei 5 %, 8—11 % allgemeine Bewegung, in einem anderen Fall bei 5,6 % (= 7,5 % KNO_3) bald allgemeine Bewegung, bald vollkommene Ruhe und keine oder nur ganz vereinzelte Geisselbehänge in den Präparaten. Als Grenzconcentration wurde in der bei Salmiak beschriebenen Weise 14 % KCl (= 18,8 % KNO_3) ermittelt, hier finden sich selbst bei 12 und 14 % noch vereinzelte Schwärmer. In reinem Infus entstanden wiederum aus der 14procentigen Kultur, in der am vierten Tage nach der letzten Einsaat freie Sporen sich gebildet hatten, bewegliche Kulturen mit allmählichem Allgemeinwerden der Bewegung.

g) Infus mit Kalisalpeter zeigte dieselben Erscheinungen. Bei 10 % KNO_3 (= 5,3 % NH_4Cl) bald von Anfang an lebhafte Bewegung, bald vollkommene Ruhe und zweifelhafte Geisselbildung; die Sporen entstanden immer etwas verzögert, vielleicht um ½—1 Tag gegenüber reinem Infus. Als Grenzconcentration wurde ermittelt 21 % KNO_3 (= 11,1 % NH_4Cl). Das Wachsthum in diesen war sehr gehemmt, auch als Sporen aus 20 % KNO_3 eingeimpft worden waren.

h) Andere Neutralsalze wurden noch in grösserer Zahl in mittlerer, ungefähr 4 und 5 % NH_4Cl entsprechender Concentration geprüft, ohne neue Resultate zu ergeben. Der Kürze halber sollen diese Versuche nicht näher besprochen werden.

i) Zusammenfassung. Eine dauernde Unterdrückung der Bewegung oder der Geisselbildung war niemals zu erzielen, auch dort nicht, wo eine gewisse gleichmässige Einwirkung vorhanden

zu sein schien, die aus der grösseren Empfindlichkeit der Geisseln sich erklärt. Die Grenzconcentrationen für das Wachsthum sind auch beim Bacillus subtilis nicht streng isotonisch: 8 % NH_4Cl (= 15 % KNO_3), 12 % NaCl (= 20,52 % KNO_3), 14 % KCl (= 18,8 % KNO_3), 21 % KNO_3. Freilich zeigen sie nicht so starke Unterschiede wie bei Zopf's Versuchen mit Bacterium vernicosum und nähern sich einander ungefähr in demselben Maasse wie die viel höher liegenden Concentrationen, die Eschenhagen für Aspergillus niger fand. Da meine Arbeit nur nebenbei auf die Frage der Grenzconcentrationen eingeht, so soll eine weitere Ausbeutung der Resultate hier nicht versucht werden.

Versuche mit anderen Bakterien.

Zum Vergleich seien noch einige Beobachtungen an anderen beweglichen Bakterien mitgetheilt. Die beiden Arten, Bacillus fluorescens longus und ein typhusähnlicher Wasserbacillus bildeten in meinen Kulturen keine Sporen und waren deshalb nicht so geeignet wie der Heubacillus, dessen Entwickelung durch die Sporenbildung scharf abgeschlossen wird. Beide Bakterien gedeihen in Heuinfus, der auch hier wieder als Nährlösung diente, sehr gut.

a) Bacillus fluorescens longus. Durch 2 % NH_4Cl wird gegenüber reinem Infus die Entwickelung nicht verlangsamt, schon am ersten Tage zeigt sich eine starke Trübung von lebhaft bewegten Bacillen mit den typischen Geisselbüscheln. Auch nach neun Tagen herrschte noch allgemeine Bewegung. Ein Zusatz von 3 % NH_4Cl (= 5,7 % KNO_3) bringt eine bald stärkere, bald schwächere Hemmung hervor, die mehrere Tage anhält und in einer langsameren Zunahme der Trübung sich ausspricht. Schliesslich wird die Hemmung oft ganz überwunden, acht Tage alte Kulturen sind so stark getrübt wie reiner Infus. Bewegung und Geisselbildung werden durch 3 % NH_4Cl nicht beeinträchtigt. In 4 % NH_4Cl unterblieb in einem Falle jedes Wachsthum, in einem anderen fand lebhafte Entwickelung mit ungeschwächter Bewegung statt. Es dürfte sonach 4 % die Grenze noch nicht sein, ihr aber sehr nahe liegen.

Infus mit 6 % KNO_3 gestattete keine typische Entwickelung, es entstanden vorwiegend bewegungslose Involutionsformen. Ebenso wirkte 8 % KNO_3, nur waren die kugelig oder eiförmig gestalteten Involutionen zum Theil beweglich und trugen auch einzelne Geisseln. Eine Verunreinigung liegt hier nicht vor, denn dieselbe Aussaat erwuchs in reinem Infus zu typischem Fluorescens. In 9 und 10 % KNO_3 war keine Entwickelung mehr zu bemerken.

Infus mit 3, 4, 5 und 6 % NaCl lieferte lebhaft bewegte Kulturen mit entsprechender Verlangsamung der Entwickelung bei steigender Concentration. Zusatz von 7 und 8 % NaCl unterdrückte die Vermehrung vollständig. Chlorkalium in 4 bis 6 % bringt keine nachtheilige Wirkung hervor.

b) Typhusähnlicher Wasserbacillus, 2 % NH_4Cl ruft keine bemerkbare Hemmung hervor, Bewegung und Geisselbildung unbeeinflusst. In 3 % starke Verlangsamung, später aber noch kräftige Entwickelung und Bewegung. Ein Gehalt von 4 % NH_4Cl benachtheiligt unter allgemeiner starker Hemmung auch die Bewegung und ruft Involution hervor. Bei 5 und 6 % NH_4Cl wächst die Aussaat nicht mehr weiter. Kalisalpeter bei 8, 9 und 10 % verhindert die Entwickelung, bei 6 und 7 % ruft er starke Hemmung, Unterdrückung der Bewegung und Neigung zur Involution hervor. Chlornatrium (4 und 5 %), Chlorkalium (5, 6, 7 %) verlangsamen die Entwickelung nicht wesentlich, scheinen aber auf die Bewegung nicht ganz ohne Einfluss zu sein. Ich möchte aber diese Angaben einer weiteren Prüfung empfehlen.

Die kurz mitgetheilten Beobachtungen zeigen, so unvollständig sie auch sein mögen, doch soviel, dass nicht alle Bakterien im Stande sind, in so starken Salzlösungen noch üppig zu gedeihen, wie der Heubacillus und Zopf's Bacterium vernicosum. Vielleicht liesse sich das verschiedene Verhalten der Bacterien zur Concentration auch für eine Trennung verschiedener Arten aus Gemischen verwenden. Auch in den unbeweglichen Kulturen war die Entwickelung der Geisseln nicht ausgeblieben, ihre Empfindlichkeit ebenso gesteigert wie beim Bacillus subtilis.

3. *Giftige Zusätze.*

Untersuchungen darüber, ob giftige, die Entwickelung verzögernde Zusätze einen besonderen Einfluss auf die Bewegung und Geisselbildung haben, sind, soviel mir bekannt, bis jetzt noch nicht angestellt worden. Ich habe eine grössere Anzahl solcher Stoffe, dreiundzwanzig, in Bezug auf ihre Wirkung gegenüber dem Heubacillus untersucht. Eine Unterdrückung der Geisselbildung war durch keinen Zusatz zu erzielen, wohl aber wiederum, ähnlich wie bei den Salzlösungen, eine Hemmung der Bewegung begeisselter Stäbchen und Ketten. Dieser Erfolg trat bei manchen Stoffen (z. B. Carbolsäure, Kupfervitriol, Picrinsäure) meist dann ein, wenn sie in solchen Mengen zugesetzt waren, dass eben noch eine Entwickelung stattfinden konnte. Andere Stoffe (z. B. Milchsäure) behinderten bei maximalem, eben noch Wachsthum gestattendem Zusatz die Bewegung nicht. Endlich fiel auch hier nicht selten dieselbe Unregelmässigkeit auf, wie bei den Versuchen mit 4 und 5 % Salmiak und anderen Salzen in ähnlicher Concentration: bald sofort lebhafte Bewegung, bald vollständige Ruhe mit allgemeiner oder scheinbar mangelhafter Geisselbildung.

Der Kürze halber mögen nur zwei Beispiele hier erwähnt werden.

a) Milchsäure. Die Procentangabe ist so zu verstehen, dass auf 100 ccm Heuinfus oder Peptonzuckerlösung eine entsprechende Anzahl Cubikcentimeter käuflicher, concentrirter Milchsäure zugesetzt wurden. In beiden genannten Nährlösungen trat kein Wachsthum mehr ein, wenn ihr Gehalt 0,3 % Milchsäure betrug. Bei 0,2 % fand noch deutliche, etwas verzögerte Entwickelung statt, die Bewegung wurde aber nicht geschwächt; 0,1 % erlaubte typisches Wachsthum, Bewegung und Geisselbildung.

b) Carbolsäure. Ihren Einfluss zu prüfen, legten die schon citirten Versuche von Roux besonders nahe. Dem Heuinfus wurde verflüssigte concentrirte Carbolsäure in volumetrischen Procenten zugefügt, also 0,1 % Carbolsäure bedeutet 1 ccm Säure auf 1 Liter Infus. Ein Gehalt von 0,05 % Carbol beeinträchtigt die Entwickelung und Bewegung nicht, die Kulturen gleichen denen in reinem Infus. Schon ein Zusatz von 0,115 % Carbol-

säure unterdrückt die Entwickelung vollständig, ebenso natürlich alle stärkeren, wie 0,125, 0,15, 0,167, 0,2. Das merkwürdigste Verhalten stellt sich wieder bei der Grenzconcentration ein, die bei 0,1 % liegt. Das Wachsthum ist mehr oder weniger stark verlangsamt, am ersten oder an den ersten Tagen mit blossem Auge oft gar nicht oder als ganz leichte, feinflockige Trübung erkennbar. An den folgenden Tagen steigert sich dann die Vermehrung, aber ohne bestimmte Regelmässigkeit, bald mit stärkerer, bald mit geringerer Hemmung. Der Heubacillus wächst vorherrschend in unbeweglichen langen Fäden, zwischen denen Einzelstäbchen zwar nicht ganz fehlen, aber doch sehr zurücktreten, im Gegensatz zu gewissen Entwickelungsabschnitten in reinem Infus. Die Bewegung unterbleibt bald gänzlich, auch während längerer, bis zum zehnten Tage fortgesetzter Kultur, bald tritt sie nach einigen Tagen auf. Sobald dies geschieht, zerfallen die Fäden; an ihrer Stelle ist jetzt die Nährlösung von schwärmenden Stäbchen bevölkert. Dieser verspätete Eintritt der Schwärmbewegung in einigen Kulturen ist nun nicht einer verspäteten Geisselbildung, sondern wohl dem Umstande zuzuschreiben, dass der die Bewegung hemmende Zusatz von Carbolsäure durch Angewöhnung vertragen wird oder vielleicht durch chemische Processe etwas vermindert worden ist. Auch in den unbeweglichen Kulturen sind die Geisseln wundervoll entwickelt, die langen, oft riesenhaft langen Fäden sind dicht damit besetzt. Zuweilen verräth nur ein schwaches Hin- und Herschwanken, dass die Geisseln Bewegungsversuche ausführen. Solche lange, dicht begeisselte Fäden gewähren höchst merkwürdige Bilder. Einen mittelgrossen, bei 0,1 % Picrinsäure, die ebenso wirkt, erwachsenen Faden mit Geisseln stellt Fig. 10, Taf. II dar.

Nachdem bei den stärkeren Salzlösungen geeignete Erfahrungen gesammelt waren, wurde es unterlassen, längere Kulturreihen mit Carbolzusatz auszuführen, da auch sie voraussichtlich keine Unterdrückung der Geisseln herbeiführen werden.

III. Allgemeines über die Geisselbewegung der Bakterien.

Nachdem es gelungen war, an allen beweglichen Bakterien fädige Anhänge, Geisseln, nachzuweisen, konnte es keinem

Zweifel mehr unterliegen, dass diese Bildungen auch wirklich die Bewegungsorgane wären und durch ihre Schwingungen und Contractionen die Ortsveränderung der Bakterien vermittelten. Eine früher verbreitete Ansicht, als deren Vertreter van Tieghem, de Bary, Hüppe und auch Wladimiroff zu nennen wären, erklärte die Bewegung der Bakterien durch rhythmische Contractionen ihres Inhaltes und deshalb den Nachweis von Bewegungsorganen für entbehrlich. Eine Widerlegung dieser Anschauung ist wohl unnöthig, ihre noch lebenden Vertreter werden gewiss die Auffindung der Geisseln mit Freuden begrüsst haben. Gleichwohl erschien es nicht überflüssig, durch das Experiment zu zeigen, dass jene feinen Geisseln der Bakterien auch wirklich deren Bewegungsorgane seien. Viele der von mir mitgetheilten Beobachtungen beweisen diese Annahme, besonders auch das Fortbestehen der Bewegung bei plasmolysirten Bakterien, deren contrahirter und durchgeschnürter Inhalt an jeder Gestaltsveränderung verhindert ist und sonach nicht selbst die Bewegung veranlassen kann.

Mit wenigen Worten soll an dieser Stelle auf Wladimiroff's [1]) Versuche eingegangen werden. Der Autor brachte bewegliche Bakterien in Lösungen verschiedener Salze und bestimmte diejenigen Concentrationen, bei welchen die Bewegung allgemein erlosch. Er nahm an, dass ihr Aufhören durch plasmolytische, freilich nicht sichtbare Contractionen des Inhaltes bedingt sei und prüfte, ob verschiedene Salze in isotonischen Concentrationen allgemein die Bewegung aufhöben. Er hoffte durch die Bestimmung solcher „Grenzlösungen" für verschiedene Bakterien auch physikalisch-chemische Probleme lösen zu können. Ganz abgesehen davon, dass die gleichmässige Genauigkeit, die diese Wissenschaft verlangt, bei so empfindlichen Objecten wie die Bakterien nicht zu erwarten war, so ruhte auch Wladimiroff's Gedankengang auf einer falschen Voraussetzung über die Bewegungsursache der Bakterien. Er hielt den Inhalt und seine Druckschwankungen für das Bewegende, und nur unter dieser Voraussetzung war Wladimiroff's Schlussfolgerung richtig. Nachdem aber die Geisseln als Bewegungsorgane nachgewiesen sind, die

1) l. c., Zeitschr. f. Hygiene, X.

auch während der plasmolytischen Contraction des Inhaltes fortschwingen, können Wladimiroff's Versuche keine Beweiskraft für das physikalisch-chemische Problem haben. Nicht diejenige Concentration, welche den Innendruck der Zelle eben übersteigt und deshalb Plasmolyse veranlasst, ist die Grenzlösung für die Bewegung, sondern diejenige, welche die Schwingungen der Geisseln verhindert. Ein Zusammenfallen dieser beiden Wirkungen auf dieselbe Concentration ist aber nach meinen Beobachtungen vollständig ausgeschlossen. Die Aufhebung der Geisselbewegung verlangt stets eine viel stärkere Salzlösung als zur Plasmolyse nöthig wäre. Ein Vergleich meiner Angaben mit denen Wladimiroff's wird dies weiterhin veranschaulichen. Der Genannte findet seine Grenzlösungen viel zu hoch, z. B. für den Typhusbacillus 6,17 % Salpeter, 3,4 % Kochsalz, 3,1 % Salmiak, während allgemeine, scharfe Plasmolyse nach meinen Beobachtungen schon eintritt bei 2,5 % Salpeter, 1,25 % $NaCl$, 1,25 % NH_4Cl. Besonders aber dadurch verlieren die Angaben Wladimiroff's ihre Brauchbarkeit für physikalische Zwecke, dass der hemmende Einfluss verschiedener Salze auf die Bewegung der Geisseln nicht an isotonische Concentrationen gebunden sich erweist, wie im Voraus zu erwarten war, da hier wohl nicht allein die wasserentziehende Wirkung in Betracht kommt. Ausführlicher kann ich, der Kürze halber, auf Wladimiroff's Arbeit hier nicht eingehen. Einige Bemerkungen findet man noch in dem Capitel über die Starre der Geisseln.

Die Bewegung der Bakterien ist durch die neuen Untersuchungen als echte Geisselbewegung erkannt worden und deshalb der Bewegung der Flagellaten, Infusorien und Flimmerepithelien als gleichwerthig anzureihen. Alles, was über diese bekannt ist, darf auch auf die Bakterien übertragen werden und ebenso sind wir dazu berechtigt, einzelne der hier mitgetheilten Erfahrungen an Bakteriengeisseln auf die anderen gleichartigen Bewegungsformen niedriger Organismen und der Epithelien anzuwenden. Es ist nicht meine Absicht, hier ausführlich das schwierige Problem der Geissel- und Flimmerbewegung zu erörtern, nur einige allgemeine Schlüsse sollen aus den neuen Beobachtungen gezogen werden.

1. *Abhängigkeit der Geisselbewegung vom Protoplasten.*

Abgeworfene Geisseln von Flagellaten sind nicht im Stande längere Zeit sich noch zu bewegen, nach Beobachtungen von Bütschli[1]), Klebs[2]) und mir[3]) erlischt schon nach einer oder höchstens einigen Minuten jede Bewegung. Die Zuckungen und Schwimmbewegungen, die Geisseln sogleich nach der Ablösung noch ausführen, könnte man als Nachwirkungsbewegungen betrachten. Der schnelle Eintritt der Unbeweglichkeit und die sich ebenso schnell anschliessende Zersetzung[4]) der abgerissenen Geisseln weisen auf eine Abhängigkeit vom Protoplasten hin. Die Härchen der Flimmerepithelien hören sofort auf sich zu bewegen, sobald sie gänzlich von ihren Zellen abgetrennt werden[5]). Dagegen behalten abgerissene Schwänze vieler thierischen Spermatozoën noch kurze Zeit ihre Bewegung[6]).

Zahlreiche Erfahrungen liegen über die Cilien der Infusorien vor. Schon lange Zeit ist es bekannt, dass die Cilien von Bruchstücken zerquetschter Infusorien noch weiterschlagen, sobald sie noch mit einem kleinen Rest von Zellsubstanz zusammenhängen. In letzter Zeit hat besonders Verworn[7]) an zerschnittenen und zerdrückten Infusorien solche Beobachtungen angestellt und gezeigt, dass auch an kernlosen und kleinsten Bruchstücken der Infusorienleiber die Wimpern weiterschlagen. An einem Infusor, Stylonychia, habe ich die Versuche Verworn's wiederholt und seine Ergebnisse bestätigen können. Die Zertheilung des Infusors nahm ich nach einer sehr bequemen Methode vor, die weiterer Anwendung zu empfehlen ist. Ich brachte die Stylonychia in 5 % Rohrzuckerlösung oder in 1 % Kalisalpeter. In beiden Lösungen bleiben die Individuen zunächst unverändert, schwimmen in lebhafter Bewegung umher. Nach 15—20 Minuten

1) Morpholog. Jahrb., X, 1885, p. 535.
2) Untersuchungen aus d. bot. Instit. zu Tübingen, I, p. 256.
3) Diese Jahrbücher, XXVI, p. 214.
4) Siehe meine Arbeit, diese Jahrbücher, XXVI, p. 223.
5) Vergl. Engelmann, Protoplasmabewegung, in Herrmann's Handbuch der Physiol., I, Theil I, 1, p. 394.
6) Engelmann, l. c., p. 395.
7) Psycho-physiol. Protistenstudien, 1889, p. 169 f.

bemerkt man, dass die Cilien einiger Individuen viel schneller, fieberhaft, schlagen, und bald darauf platzt das Individuum an einer Stelle und zerreisst später in mehrere, verschieden grosse Stücke, deren Wimpern ungestört weiterschwingen. Der Zellkern wird auf diese Weise oft vollständig befreit, seine Anwesenheit ist für die Cilienbewegung nicht erforderlich. Schneller noch erreicht man die Zertheilung mit stärkeren Lösungen, z. B. mit 2,5 % Salpeter oder 10 % Rohrzucker. Schon 2—4 Minuten nach dem Vermischen zerbersten die Infusorien in Bruchstücke der verschiedensten Grösse, der unregelmässigsten Gestalt. Sie alle schwimmen zunächst unter lebhaften Bewegungen der Cilien umher und gewähren ein höchst sonderbares Schauspiel. Freilich erlischt ungefähr nach einer halben Stunde diese Bewegung, die Cilien fangen an zu verquellen und lösen sich bald auf, ebenso wie auch der Inhalt in einen Haufen kleiner Körnchen zerfällt. Weitere eingehende Untersuchungen habe ich nicht angestellt.

Aus allen den citirten Beobachtungen geht zunächst hervor, dass die Bewegung der fädigen Organe (Cilien, Geisseln, Flimmern) von dem Protoplasten abhängig ist. Es folgt aber zweitens daraus, dass nicht der ganze Protoplast und sein Kern die Bewegung beherrschen, sondern dass jede Cilie nur von dem ihr zunächst liegenden Theile des Protoplastes beeinflusst und versorgt wird. Auch für die Flimmerepithelien genügt nach Engelmann[1]) der an der Basis der Härchen sitzende Theil der Zelle zur Erhaltung der Bewegung.

Wenn demnach plasmolysirte Bakterien lebhaft weiter schwärmen, so liegt darin nichts Aussergewöhnliches, nichts Räthselhaftes. Auch bei ihnen wird die Bewegung nicht von dem ganzen Protoplast abhängen, sondern nur von dem an die Geisselbasis angrenzenden Theil. Ob diesem Theilchen eine besondere, scharf umschriebene morphologische Gestaltung zukommt, ob es also als besonderes Organ des Protoplastes aufzufassen ist, vermag ich nicht zu sagen. Da bei den Infusorien der Inhalt von der Haut, der Cuticula der Zoologen, sich durch Plasmolyse nicht abheben lässt, so ist es auf diese Weise nicht möglich, über

1) l. c., Herrmann's Handbuch, p. 394.

diesen der Geisselbasis anhaftenden Theil Näheres zu erfahren. Bei der Plasmolyse aller Bakterien mit polaren Geisseln beobachtet man, wie schon erwähnt, dass der Protoplast am häufigsten sich in das geisseltragende Ende zurückzieht. Tritt er aus diesem zurück, so bleibt an der Basis der Geisseln gewöhnlich ein kleiner Rest von Protoplasma festhängen, oft so klein, dass seine Erkennung nicht leicht ist. Man vergleiche hierzu die Besprechung von Spirillum (Fig. 1—11, Taf. I), ferner die Abbildung 11, Taf. III von Bacterium Termo; dagegen Fig. 18 b, Taf. III mit totaler Trennung des Zusammenhanges zwischen Geisseln und Inhalt.

Wenn diffuse Geisseln vorhanden sind, ist es natürlich bei der Contraction des Protoplastes nicht möglich, dass alle Geisseln mit ihm in Berührung bleiben, wie bei Typhus (Taf. III, Fig. 16), bei Bacillus Solmsii (Taf. IV, Fig. 1—3) zu sehen ist. Hier würden dann wahrscheinlich nur noch diejenigen Geisseln, welche in Berührung mit dem Protoplast oder einem kleinen Restchen davon geblieben sind, die Bewegung der plasmolysirten Bakterien unterhalten. Das lässt sich freilich durch Beobachtung nicht feststellen.

Nicht jedes Erlöschen der Geisselbewegung beruht aber auf einer Unterbrechung des Zusammenhanges zwischen Protoplast und Geisselfaden, wie der folgende Abschnitt zeigen soll.

2. *Starre und Bewegung der Geisseln.*

Die Wimpern von Flimmerepithelien verfallen, wie aus einer Zusammenstellung bei Engelmann[1]) zu ersehen ist, einer Starre, wenn sie in ungewöhnliche Bedingungen versetzt werden. Extreme Temperaturen, unnatürlicher Wassergehalt, Sauerstoffmangel, Gifte können solche Starrezustände hervorrufen. So hören die Flimmern auf zu schlagen, wenn durch Zusatz wasserentziehender Lösungen ihr Wassergehalt vermindert wird. Derselbe Starrezustand ergreift auch die Geisseln der Bakterien, wenn zu ihrer Plasmolyse stärkere Salzlösungen, 5—10 % Salpeter etc., benutzt werden. Die Bewegung erlischt gleich bei dem Vermischen und fängt auch später nicht wieder an. Da die Geisseln zunächst nicht abge-

1) l. c., Herrmann's Handbuch d. Physiol., I, 1.

worfen oder eingezogen werden, so kann das Aufhören der Bewegung nur durch eine Starre der Geisseln, die als Trockenstarre zu bezeichnen wäre, veranlasst sein. Ersetzt man den Wasserverlust wieder durch Auswaschen der Lösung, so kehrt, wie an Spirillen gezeigt wurde, auch nach einer Wirkung starker Salzlösungen (10 % KNO_3, 10 % NaCl = 17 % KNO_3) die Bewegung zurück.

Beim andauernden Aufenthalt in etwas schwächeren Lösungen kann eine zunächst verschwundene Bewegung von selbst wieder beginnen, die Starre erlischt dadurch, dass die Geisselsubstanz Salz aufnimmt und dann gegenüber der umgebenden Salzlösung wieder relativ denselben Wassergehalt erwirbt, wie vor dem Versuche. Ausgleich der Plasmolyse und Aufhebung der Geisselstarre laufen ganz unabhängig nebeneinander her, wie aus einigen Beispielen des ersten Capitels folgt. Auch solche Lösungen, die keine Geisselstarre, sondern nur scharfe Plasmolyse hervorrufen, wie 2,5 % KNO_3, 1,25 % NaCl, 15 % Rohrzucker, setzen die Bewegung anfangs etwas herab, oft allerdings nur so kurze Zeit und nur so schwach, dass sehr bald wieder die volle Geschwindigkeit erreicht wird. Hier haben die Geisseln nur eine schnell vorübergehende Beeinflussung erfahren, die bei zunehmender Concentration in typische Starre übergehen würde.

Durch die Ueberwindung der Geisselstarre, nicht durch einen später eintretenden Ausgleich der Plasmolyse, erklären sich auch einige Beobachtungen Wladimiroff's[1]) über Wiedereintritt der Bewegung in Salzlösungen. Der Typhusbacillus schwärmte nach 14—24 Stunden wieder munter umher, z. B. in 6,2 % KNO_3, 5,4 % KCl, 6,9 % Na_2SO_4, kurz in Lösungen, die zunächst die Bewegungen vollkommen aufgehoben hatten. In allen diesen Lösungen ist die Plasmolyse jedenfalls schon nach einigen Stunden verschwunden gewesen, nur die Geisselstarre dauerte länger. Diese ist zwar wohl hauptsächlich eine Folge der Wasserentziehung, aber beruht sicherlich nicht allein darauf, sondern unterliegt auch noch der chemischen Natur des betreffenden gelösten Körpers. Isotonische Concentrationen werden deshalb nicht immer die gleiche Wirkung hervorbringen.

1) l. c., Zeitschr. f. Hygiene, X, p. 107.

Ebenfalls einer Starre der Geisseln ist die Unbeweglichkeit des Heubacillus in solchen Kulturen zuzuschreiben, denen mehr oder weniger viel Salz zugesetzt worden ist. Die im ersten Capitel beschriebenen Erscheinungen der Starre wird man aber nicht mit denen gleichstellen können, die bei der Plasmolyse sich einstellen. Denn bei dem Heranwachsen in dem mit Salzen vermischten Heuinfus müsste doch die Wasserentziehung allmählich sich ausgleichen. Die grosse Empfindlichkeit der Geisseln in solchen Kulturen, ihre schnelle Zersetzung auf dem Deckgläschen erklärt sich wohl so, dass die plötzliche Steigerung des Wassergehaltes (die Kulturproben müssten stark mit Wasser verdünnt werden) ihre Quellung beschleunigt. Bei allmählicher Ueberführung in schwächere Lösungen würde es gewiss gelingen, die Starre der Geisseln zu beseitigen, die Bewegung hervorzurufen.

In älteren Kulturen verschiedener Bacterien (Bacterium Termo, Bacillus fluorescens longus, typhusähnlicher Wasserbacillus) findet man oft die Bewegung vollständig oder fast ganz erloschen, obgleich, wie die Beizung zeigt, fast alle Individuen noch ihre Geisseln tragen. Auch hier liegt nur Starre der Bewegungsorgane vor, die sehr verschiedene Gründe haben kann. In einer drei Tage alten Kultur des Bacterium Termo in ursprünglich neutraler Lösung von 2 % Glycose, 2 % Glycerin, 0,5 % salpetersaurem Ammon war die Bewegung sehr stark zurückgegangen, die meisten Bakterien waren unbeweglich, die bewegten sehr träge. Die Lösung reagirte deutlich sauer, es war zu erwarten, dass durch die Säure eine Geisselstarre hervorgerufen worden war. Die Kultur wurde getheilt, die eine Hälfte behielt ihre saure Reaction, die andere wurde mit kohlensaurem Natron ganz schwach überneutralisirt. Schon nach einer halben Stunde war die Bewegung in dem neutralen Theile gestiegen, nach einer Stunde war sie allgemein und ausserordentlich lebhaft. In derselben Zeit hatte sich der Zustand des sauer gelassenen Theiles gar nicht verändert.

In einer Kultur des typhusähnlichen Wasserbacillus in Heuinfus hatte am dritten Tage die Bewegung sehr abgenommen, obgleich alle Individuen Geisseln trugen. Die schwach saure Kultur wurde in drei Bechergläschen vertheilt, der eine Theil blieb unverändert, der zweite wurde mit Leitungswasser auf $^1/_2$ verdünnt,

der dritte wurde mit kohlensaurem Natron neutralisirt. In allen drei Theilen kehrte die Bewegung in einer Stunde zu vollster Lebhaftigkeit zurück, es herrschte allgemeines Wimmeln. Hier waren die Geisseln nicht in eine Säurestarre verfallen, sondern wohl durch den Mangel an Sauerstoff gehemmt worden. Diese beiden Beispiele sollen nur zeigen, welche geeigneten Objecte die Bakterien für viele Fragen der Geisselbewegung und der sich anschliessenden Physiologie sind.

Einen besonders lehrreichen Fall, den ich als Hungerstarre bezeichnen möchte, beobachtete ich beim Heubacillus in minderwerthigen Nährlösungen, z. B. 1 % Salmiak + 1 % Glycerin, oder 0,5 % salpetersaures Ammon + 2 % Glycerin bei schwach saurer Reaction. Wie im zweiten Capitel erwähnt, unterbleibt in diesen Lösungen die Bewegung fast gänzlich, während Geisseln gebildet werden. Es frug sich, worauf ihre Starre beruhte. Einige Versuche zeigten, dass die Reaction nicht allein die Ursache war, dass vielmehr die minderwerthigen Nährstoffe nicht hinreichendes Betriebsmaterial für die Bewegung lieferten. Die schwach saure, deutlich getrübte Flüssigkeit wurde in vier gleichen Theilen in Bechergläser geschüttet: der eine Theil blieb unverändert, der zweite wurde mit kohlensaurem Natron neutralisirt, dem dritten wurde von einer frischen 2 % Asparaginlösung soviel zugesetzt, dass er $^1/_2$ % Asparagin enthielt, der vierte erhielt in derselben Weise einen Zusatz von $^1/_2$ % Rohrzucker. Sogleich (5—10 Minuten) nach der Anstellung des Versuches war in allen vier Theilen eine ganz schwache Steigerung der Bewegung wahrzunehmen, die aber schon nach weiteren zehn Minuten aufhörte und nur der Lufteinwirkung zuzuschreiben ist. Nur in dem mit Asparagin versetzten Theile steigerte sich die Bewegung mehr und mehr, nach $^5/_4$ Stunden schwärmten fast alle Individuen lebhaft umher, während in den drei anderen Gläschen nur ganz vereinzelte Stäbchen schwach beweglich waren.

Einige solche Versuche mit den beiden oben genannten Nährlösungen ergaben den gleichen Erfolg. Nur das Asparagin, nicht der Zucker vermochte die nöthige Energie zur Ausführung der Bewegung zu liefern. Ich habe einstweilen diese Versuche abbrechen müssen, hoffe aber später darauf zurückkommen zu können. Bei einer Wiederholung benutze man ja nicht alte

Kulturen, da in ihnen die Geisseln abgefallen sind und deshalb kein Erfolg zu erwarten ist. Man nehme die Kulturen sobald sie deutlich, wenn auch schwach getrübt sind, worauf man bei der sehr ungleichen Entwickelung bald einen, bald drei oder sogar noch mehrere Tage wird warten müssen.

Eine Giftstarre der Geisseln scheint der Heubacillus bei 0,1 % Carbolsäure zu erleiden; freilich sind auch hier noch weitere Untersuchungen nothwendig. Die meisten der von mir probirten Gifte gestatten, sobald überhaupt ein Wachsthum möglich ist, auch eine normale Bewegung der Geisseln.

Die mitgetheilten Thatsachen über die mannigfaltigen Starrezustände der Geisseln mahnen jedenfalls sehr zur Vorsicht bei der Beurtheilung von Kulturen, ebenso wie die bereits besprochene und auch noch im dritten Theil genau zu besprechende Empfindlichkeit der Geisseln bei der Präparation, ihre Quellbarkeit und ihre schnelle Zersetzung.

Aber auch auf eine morphologische Frage werfen die Beobachtungen über die Geisselstarre ein neues Licht. Für manche bewegliche Bakterien, z. B. die Vibrionen, den Typhusbacillus und andere, unterliegt es keinem Zweifel, dass sie immer und stets beweglich sind und nicht bloss unter gewissen Umständen Schwärmer bilden. Die Geisseln sind hier also nicht vorübergehend sich bildende Organe, etwa wie die Cilien an den Schwärmsporen der Algen, sondern sie sind nie fehlende Bestandtheile des Vegetationskörpers, wie die Geisseln der Flagellaten, die Cilien der Infusorien. Für einige andere bewegliche Bakterien, z. B. den Heubacillus, besteht nun aber eine andere Ansicht. Man nimmt an, dass dieser Bacillus vorwiegend unbeweglich und geissellos ist und nur nach Art von Schwärmsporen zu gewissen Zeiten bewegliche Stäbchen bildet; nach der Ansicht Buchner's und Anderer z. B. nur dann, wenn er aus tiefen Schichten der Flüssigkeit an die Oberfläche steigen will, um hier Sporen zu bilden. Schon die Entwickelung der Geisseln bei der Sporenkeimung zeigt aber, dass auch der Heubacillus zunächst stets Geisseln bildet, gleichviel ob er an der Oberfläche oder in tiefen Zonen der Nährlösung wächst. Noch beweisender aber sind die Beobachtungen über die Geisselbildung in unbeweglichen Kulturen bei hohem Salzgehalt, bei Carbolzusatz oder

bei minderwerthiger Nährlösung. Immer, rein aus morphologischen Gründen, entstehen begeisselte Generationen, die aber in Folge von Geisselstarre unbeweglich sind. Es bedarf nicht eines Anstosses von Aussen, einer physiologischen Einwirkung, damit die Geisseln entstehen, die äusseren Umstände entscheiden nur darüber, ob die Geisseln auch sich bewegen können.

Erst spätere Generationen des Heubacillus entwickeln keine Geisseln mehr: die zur Haut sich zusammenlegenden Fäden, in denen die Sporen entstehen. Diese beiden Entwickelungsabschnitte des Heubacillus wolle man scharf auseinanderhalten. Dadurch, dass zuerst begeisselte und bewegungsfähige Generationen aus der keimenden Spore entstehen und erst später die geisselfreien Ketten, unterscheidet sich der Heubacillus wesentlich von den echten Fadenbakterien. Bei diesen, z. B. Cladothrix, werden in der That echte Schwärmer gebildet, und nur wenn für deren Entwickelung der äussere Anstoss vorhanden ist, sprossen auch die Geisseln hervor.

III. Theil. Morphologie der Geisseln.

Mit einer vortrefflichen Methode ist es, wie bekannt, Löffler[1]) gelungen, an allen beweglichen Bakterien Geisseln (Cilien) nachzuweisen. Unter ihnen schienen diejenigen des Typhusbacillus, des Bacillus subtilis und einiger anderen Stäbchenbakterien eine etwas zweifelhafte Stellung einzunehmen, da ähnliche Bildungen weder bei den Flagellaten, noch anderen niederen Organismen vorkommen. Das Absonderliche lag in der dichten Häufung der geisselähnlichen Fäden, die die ganze Oberfläche der Bacillen bedecken, und in dem Missverhältniss zwischen der Länge der Geisseln und der ganzen Grösse der Bakterien. Auch die Angabe Löffler's, dass Präparate aus älteren Typhuskulturen eine Unmenge abgerissene Geisseln und Bruchstücke davon in allen Grössen, aber nur vereinzelte Bacillen mit vollständigen Geisselbehängen enthalten, erweckte einige Bedenken gegen die Geisselnatur dieser Bildungen. Diese Zweifel wurden durch eigene Be-

1) Bakt. Centralbl., VI u. VII.

obachtungen anfangs noch verstärkt, denn Bilder, wie die in Fig. 11 u. 15, Taf. II, Fig. 1 u. 2, Taf. III dargestellten, schienen die Ansicht zu unterstützen, dass die um die Bacillen dicht gehäuften, spirillenähnlichen Fäden nicht Geisseln, sondern wirklich winzige Spirillen seien, die parasitisch den Stäbchen ansässen. War diese Auffassung richtig, so erklärte sich auch die Unmenge abgerissener und scheinbar zerbrochener Geisseln, die zuweilen in den Präparaten vorkommen: die parasitischen, vielgliedrigen Spirillen hatten sich von den Bacillen wieder abgelöst und waren in kürzere Stücke oder in ihre einzelnen Glieder zerfallen. Auch die Entstehung der eigenartigen, aus zusammengedrehten Geisseln gebildeten Zöpfe, welche Löffler[1]) beim Rauschbrandbacillus entdeckt hatte, würde durch die Annahme parasitischer, auch nach der Ablösung noch schwärmender und sich zusammenschraubender Spirillen eine annehmbare Erklärung gefunden haben.

Eine weitere Stütze schien meine Vermuthung durch eigenartige Zustände zu erhalten, die in 2—4 Tage alten Kulturen des Heubacillus regelmässig vorkommen (Taf. III, Fig. 4, 5; Taf. V, Fig. 5). Der Körper der Bacillen ist bis auf wenige körnige Reste zersetzt und zerfallen, während die zahlreichen Geisseln noch unverändert sich erhalten haben, gleichsam als ob die parasitischen Spirillen den Bacillus zerstört hätten. Denn dass die zarten Geisseln langsamer absterben sollten, als der viel kräftigere Bacillus mitsammt seiner Haut war doch nicht ohne Weiteres anzunehmen und entsprach auch nicht den Erfahrungen über die Geisseln der Flagellaten und der Schwärmsporen. Die genauere Untersuchung hat aber doch zweifellos erwiesen, dass diese absonderlichen Bildungen echte Geisseln sind. Auf grossen Umwegen wurde ein umfangreiches Material, das in der folgenden Morphologie der Geisseln verarbeitet ist, zur Widerlegung des von mir selbst herrührenden Verdachtes gesammelt.

I. Zur Methodik der Geisselfärbung.

Die von Löffler selbst empfohlene Methode kann wohl hier als bekannt vorausgesetzt werden, ebenso auch, dass die Tannin-

1) Bakt. Centralbl., VII, p. 636, Taf. III, 6.

eisenbeize Löffler's nach dessen eigenen Angaben nur für einige Bakterien gerade brauchbar sei, für andere aber einen Zusatz von Alkali oder Säure verlange. Als ich im Januar 1892 meine Untersuchung begann, hatte Herr Stabsarzt Dr. Cörner, der damals an das hygienische Institut der Universität Leipzig abcommandirt war, die Güte, mir eine vereinfachte, von ihm ausprobirte Beize zu empfehlen, die ohne weiteren Zusatz für alle Bakterien tauglich war.

Diese Beize hatte folgende Zusammensetzung:

10 ccm conc. Tanninlösung (20 : 80),
5 „ gesättigtes Eisensulfat,
15 „ aqu. dest.,
2 „ Alkohol,
1 „ conc. alkoholische Fuchsinlösung.

Sie unterschied sich also von der Löffler'schen Beize nur durch die Verdünnung mit Wasser und Alkohol. In der That vermochte man mit dieser Beize die Geisseln aller beliebigen Bakterien zu färben. Da Tanninlösungen sich nicht halten, so habe ich diese Cörner'sche Beize noch etwas vereinfacht und stelle meine Beize nach folgendem Recept her:

2 g trocknes Tannin,
20 g Wasser,
4 ccm Eisensulfatlösung (1 : 2),
1 „ conc. alkoholische Fuchsinlösung.

Ehe ich auf einige Erfahrungen eingehe, sei noch erwähnt, dass auch von Anderen der Zusatz von Alkali oder Säure zu der Löffler'schen Beize für überflüssig erkannt worden ist, so auch von Nicolle und Morax[1]), die auch gegen Löffler's Erklärung sich wenden, dass die säurebildenden Bakterien alkalischen, die alkalibildenden sauren Zusatz zur Beize verlangen sollen.

Um eine schöne Färbung der Geisseln sicher zu erreichen, bedarf es einiger Vorsichtsmassregeln, die bereits Löffler ausführlich beschrieben hat. Zur Ergänzung seiner Angaben mag Folgendes dienen. Um Niederschläge zu vermeiden, empfiehlt Löffler, besonders bei peptonhaltigen Kulturen, starke Verdün-

1) Annales de l'Instit. Pasteur, 1893, VII, p. 554.

nung der auf die Deckgläser zu übertragenden Proben. Nicht immer ist die Vermischung mit Wasser ohne Einfluss auf die Geisseln, deren schnelle Zersetzbarkeit im 3. Capitel geschildert werden wird. Mancher Misserfolg ist nicht einer mangelhaften Beschaffenheit der Beize, sondern solchen Zersetzungen der Geisseln zuzuschreiben. Es kann geschehen, dass man Bakterien aus einer lebhaft und allgemein bewegten Kultur mit bester Beize beizt und fast gar keine Geisseln, auch nur wenige abgerissene, erhält: die meisten Geisseln sind spurlos verschwunden. Besonders bei ersten Versuchen darf man sich dadurch nicht abschrecken lassen.

Auf die Deckgläser bringe man möglichst kleine Tropfen und streiche sie flach aus, so dass sie in wenigen Minuten (5 bis 10) eintrocknen. Auf diese Weise wird die Zersetzung der Geisseln vielfach verhindert.

Die Deckgläser vor der Beizung durch die Flamme zu ziehen, ist nicht nothwendig und nur zur besseren Befestigung der Bakterien wünschenswerth. Zu starkes Erhitzen ist, wie bereits Löffler betont, zu vermeiden.

Nach dem Auftropfen der Beize erwärme man die Deckgläser durch Hin- und Herbewegen über einer schwach heizenden Flamme (Spirituslampe) vorsichtig eine halbe Minute lang, bis Dampf aufzusteigen beginnt und setze nun noch $^1/_2$ Minute lang das Erwärmen fort, ohne zu kochen, nur unter ganz schwacher Dampfentwickelung. Hierauf wird die Beize mit der Spritzflasche abgewaschen, was sehr leicht und vollständig gelingt, wenn vorher nicht zu stark erhitzt worden war. Eine besondere Behandlung mit absolutem Alkohol, die Löffler empfiehlt, ist überflüssig, was auch Nicolle und Morax schon hervorgehoben haben. Nachdem von den auf Fliesspapier gestellten Deckgläsern das meiste Wasser abgelaufen ist, wird die Farbstofflösung aufgetropft. Nach meinen Erfahrungen genügt eine gewöhnliche, concentrirte, wässerige Fuchsinlösung. Mit dieser werden die Deckgläser erst eine Minute langsam erwärmt, so dass nach dieser Zeit der erste Dampf aufsteigt. Nun wird noch eine halbe Minute stärker erhitzt, bis die Lösung ein- oder zweimal aufgewallt ist. Dann wird die Farbstofflösung abgewaschen und das Deckglas getrocknet.

Bei der Herstellung der Beize beachte man folgende Vorsichtsmassregeln. Das Tannin, beste Qualität, muss möglichst trocken, nöthigenfalls unter dem Exsiccator aufbewahrt werden, weil es sehr leicht Wasser anzieht. Die abgewogene Menge wird unter schwachem Erwärmen in Wasser aufgelöst und dann die Eisen- und Fuchsinlösung zugegossen. Die Eisenvitriollösung verwende man nur so lange, als sie grün oder schwach gelblichgrün aussieht. Durch Oxydation stark gelblich oder bräunlich gewordene Lösung ist unbrauchbar, kann aber durch einige Tropfen Schwefelsäure wieder in brauchbaren Zustand zurückversetzt werden. Nach dem Vermengen aller Bestandtheile wird die Beize nicht noch besonders gekocht, sondern sogleich filtrirt. Hierbei muss ein voluminöser, dickbreiiger Filterrückstand übrig bleiben, ohne einen solchen durchfliessende Beize ist zu verwerfen. Die filtrirte Beize ist sogleich nach ihrer Herstellung brauchbar und behält ihre Wirksamkeit mehrere Wochen. Besondere Untersuchungen darüber, wie lange die Beize gut bleibt, habe ich nicht angestellt; mit 40 Tage alter Beize wurden die Geisseln des Bacillus subtilis, des Spirillum Undula und einiger anderer Bakterien noch tadellos gefärbt. Man schütze die Beize vor dem Licht. Eben hergestellt, sieht die Beize blauschwarz aus, mit einem mehr oder weniger starken Stich in's Rothe. Aeltere Beize hat diesen röthlichen Schein verloren, ohne aber an Beizkraft eingebüsst zu haben.

II. Anordnung, Zahl und Grösse der Geisseln.

Nach ihrer Anordnung lassen sich die Geisseln der Bakterien in zwei Gruppen eintheilen, in polare und diffuse. Die polaren Geisseln sitzen immer nur an einer bestimmten Stelle, bei den gestreckten Formen meistens an einem Ende, weshalb der Name polare Geisseln gewählt wurde. Wenn es nicht selten so scheint, als ob beide Pole Geisseln trügen, so hat man entweder paarweise zusammenhängende Individuen vor sich (Taf. III, Fig. 18b) oder sehr oft nur Theilungszustände. Es wird genau noch für Spirillum Undula gezeigt werden, dass die neuen Geisseln schon in den ersten Stadien der Theilung hervorsprossen, noch ehe die Streckung der Zelle vollendet ist, lange bevor die beiden neuen

Individuen durch eine mediane Einschnürung sich abgrenzen. Alle Bakterien mit polaren Geisseln tragen diese nur an einem Ende, das als Geisselpol vom anderen unterschieden werden kann. Es ist zu vermuthen, dass der Geisselpol bei der Bewegung stets nach vorwärts zeigt, so wie bei den Flagellaten.

Nicht immer entspringen die polaren Geisseln am Zellende, sondern an einer Längsseite, meist allerdings dem einen Ende genähert. Polar kann man solche seitenständige Geisseln, die an den Schwärmern von Cladothrix (Taf. I, Fig. 13—16) und bei Spirillum sputigenum (Taf. III, Fig. 15) vorkommen, noch deshalb nennen, weil sie ebenfalls nur an einer einzigen Stelle ansitzen und diese gewissermassen als Bewegungspol auszeichnen. Sie als laterale Geisseln von den polaren zu unterscheiden, halte ich deshalb für überflüssig.

Die diffusen Geisseln bedecken bald in dichterer, bald in lockerer Vertheilung die ganze Oberfläche der Bakterienzelle, so dass an ihr keine Stelle als bevorzugt erscheint (Taf. II, III, IV).

Die Zahl diffuser Geisseln, die bei vollständiger Erhaltung an einem Individuen ansitzen, schätzt Löffler[1]) beim Typhusbacillus bis auf zwölf; sie ist, wie der genannte Autor schon hervorgehoben hat, nicht bestimmt und lässt sich bei dem dichten Gefilz, welches diese Geisseln oft bilden (Taf. II, III, IV), überhaupt nicht sicher erkennen. Auch darüber, ob die diffusen Geisseln immer einzeln stehen oder auch zu Büscheln vereinigt sind, kann man nicht sicher entscheiden. Sehr reiche diffuse Geisselbehänge schmücken ausser dem Typhusbacillus, auch den Bacillus subtilis, einen typhusähnlichen Wasserbacillus, das Clostridium butyricum, den Bacillus Solmsii. Weniger zahlreich sind die Geisseln beim Bacillus cyanogenus und einigen anderen.

Unter den polaren Geisseln heben sich sehr deutlich zwei Unterarten ab: polare Einzelgeisseln (Choleravibrionen Taf. III, Fig. 12, Chromatium Taf. I, Fig. 12) und polare Geisselbüschel (Spirillen, Bacillus fluorescens longus, Bacterium Termo, Cladothrixschwärmer etc.). Die Zahl der zu einem Büschel vereinigten Geisseln beträgt beim Bacterium Termo 3—4 (Taf. III, Fig. 10, 11), bei Bacillus fluorescens longus vielleicht 5—10 (Taf. III,

1) Centralbl., VII, p. 634.

Fig. 17, 18), bei Spirillen und den Cladothrixschwärmern (Taf. I, Taf. III, Fig. 15) ungefähr 8—12. Diese Schätzungen setzen voraus, dass keine Geisseln während der Präparation abgeworfen worden sind. Da dies sehr leicht geschieht, muss man immer eine grössere Zahl von Individuen vergleichen, um vollständige Büschel zu sehen.

Löffler[1]) hat schon beschrieben, dass die Geisseln solcher Büschel bei Spirillum Undula oft sich verflechten und zu einem zopfartigen Gebilde zusammendrehen, so dass es aussieht, als ob nur eine einzige, dicke Geissel vorhanden wäre (Taf. III, Fig. 11, 15b, c, e, Bacterium Termo und Spirillum sputigenum, Taf. I, Fig. 13—16 Cladothrix). Auch die diffusen Geisseln verwickeln sich nicht selten zu solchen kleinen, den Bacillus noch ansitzenden Zöpfchen (Taf. II, Fig. 11 Bacillus subtilis, Taf. IV, Fig. 2 Bacillus Solmsii).

Die Länge der Geisseln unterliegt bei derselben Bakterienart nur geringen Schwankungen, ist aber von Art zu Art sehr verschieden, sowohl im Verhältniss zur Grösse der Bakterienzellen, als auch betreffs der einzelnen Fäden eines Büschels. Die längste polare Einzelgeissel besitzt wohl die von Winogradsky[2]) studirte Nitritbakterie von Buitenzorg; an den fast kugeligen, nur 0,5—0,6 μ langen Stäbchen erreicht die Geissel die ungeheuerliche Länge von 30 μ, ist also 50—60mal so lang als die dazugehörige Bakterie.

Nach Löffler's[3]) Schätzung ist die polare Einzelgeissel des Koch'schen Choleravibrio ungefähr 1—1½ mal so lang als dieser. Aehnliche Grössenverhältnisse kehren auch bei anderen Vibrionen wieder.

Die einzelnen Fäden polarer Geisselbüschel sind entweder alle gleichlang (Bacterium Termo Taf. III, Fig. 10, 11; Bacillus fluorescens longus Taf. III, Fig. 17, 18) oder in längere Haupt- und kürzere Nebengeisseln unterschieden (Spirillum Undula Taf. I, Fig. 1—11). Bestimmte Zahlenverhältnisse scheinen zwischen beiden nicht zu bestehen. Es würde hier an die gleiche

1) Centralbl., VI, p. 217, Taf. I, 2.

2) Archives des scienc. biolog. publiées par l'Instit. impérial de Médecine expériment. à St. Petersbourg, I, p. 117, Taf. III, Fig. 9, 10.

3) Bakt. Centralbl., VI, p. 219, Taf. II, Fig. 5, 6.

Erscheinung bei manchen Monadinen, speciell den Heteromonadinen mit einer Haupt- und 1—2 kürzeren Nebengeisseln zu erinnern sein[1]).

Die diffusen Geisseln haben, vorausgesetzt, dass keine Störungen eingetreten sind, alle annähernd die gleiche Länge. Wenn in den meisten Präparaten grössere Verschiedenheiten sich zeigen, so liegen Absterbeerscheinungen und andere Veränderungen vor, über die man das folgende Capitel vergleichen wolle. Gleich nach ihrer Vollendung sind alle Fäden der dichten Geisselbehänge des Heubacillus ungefähr gleich lang (Taf. II, Fig. 3, 4, 8, 9). Mehr noch als die Länge unterliegt die Dicke der Geisseln mancherlei Veränderungen durch die Präparation.

Bei der Herstellung der Präparate verquellen fast alle Geisseln mehr oder weniger und werden dadurch stets dicker als ursprünglich, weil die Quellung vorwiegend in der Querrichtung erfolgt, in der Länge gewöhnlich nur geringeren Werth erreicht. Absolute Masse für die Dicke der Geisseln anzugeben ist deshalb nicht nöthig, da man doch nur verschiedene Grade der Quellung messen würde. Am wenigsten quellbar sind die Geisseln des Heubacillus in 6—8 Stunden alten, aus reinen Sporen erwachsenen Kulturen; jetzt werden sie auch in den Präparaten annähernd natürliche Dimensionen beibehalten haben.

III. Veränderungen der Geisseln, besonders in Folge der Präparation.

1. Das Abwerfen der Geisseln.

Die Typhusbacillen trugen bei den Beizungsversuchen Löffler's[2]) nur dann vollständige Behänge diffuser Geisseln, wenn die Kulturen noch jung, nur 5—8 Stunden alt waren. Präparate von mehrere Tage alten Kulturen enthielten immer eine Unmenge abgerissener Geisseln und Geisselbruchstücke jeder Grösse. Die Bacillen selbst hatten ihre Geisseln entweder gänzlich verloren oder waren nur noch von einigen wenigen Fäden und

1) Vergl. Bütschli, Protozoën, II. Bd.
2) Bakt. Centralbl., VII, p. 635.

deren Bruchstücken besetzt, nur vereinzelte hatten ihre Behänge vollständig behalten. Löffler nimmt an, dass die Geisseln eine grosse Fragilität besitzen und in Folge chemischer oder physikalischer Einwirkung sich leicht von den Bacillen ablösen und in grössere und kleinere Stücke zerbrechen. Abgerissene Geisseln fand aber Löffler nicht bloss beim Typhusbacillus, sondern auch bei den anderen beweglichen Bakterien, nur ist bei diesen, wenn sie nicht gleichfalls diffuse Geisseln tragen, die Zahl der abgerissenen Geisseln eine viel geringere, so dass man oft längere Zeit suchen muss, um einige zu finden. Bei allen Bakterien mit diffusen Geisseln, die bis zu zwölf und mehr an einem Individuum ansitzen, werden selbstverständlich, sobald ein allgemeines Abwerfen der Geisseln eintritt, diese in Unmengen sich wiederfinden und ganz absonderliche Bilder gewähren. Es sieht aus, als ob zwischen den Bacillen winzige Spirillen herumlägen.

Die von Löffler vorausgesetzte grosse Fragilität der Geisseln dürfte aber mit deren Function, als ruderartige Bewegungsorgane zu dienen, nicht recht in Einklang zu bringen sein. Selbst wenn man auch berücksichtigt, dass die Geisseln ausserordentlich langsam nur schlagen, so muss man doch eine gewisse Biegsamkeit bei ihnen voraussetzen. Die Beobachtung schwingender Flagellatengeisseln (Euglena, Polytoma), ihre peitschenförmigen Verschlingungen und verschiedenartigen Krümmungen weisen auf eine starke Biegsamkeit hin. Niemals habe ich Flagellatengeisseln in Stücke zerbrechen sehen, immer lösten sie sich am Grunde ab. Auch die eigenthümlichen Einrollungen absterbender Flagellatengeisseln, die ich vor kurzem beschrieben habe, setzen Biegsamkeit voraus, ebenso wie die allgemein angenommene Contractilität der Geisseln. Der Vergleich mit den Flagellaten, deren Geisseln mit denen der Bakterien in allen wesentlichen Eigenschaften übereinstimmen, gestattet eine andere Erklärung für das massenhafte Auftreten abgerissener Geisseln. In der schon citirten Arbeit habe ich gezeigt, dass die Herstellung der zur Beizung bestimmten Deckglastrockenpräparate zuweilen sehr merklich auf die Geisseln der Flagellaten einwirkt: fast alle Geisseln werden abgeworfen und trocknen auf verschiedenen Stadien des Absterbens auf dem Deckglas ein. In anderen Fällen dagegen haben die gleichen Einwirkungen der Präparation keinen solchen Erfolg, die Geisseln

sind unverändert sitzen geblieben und nur ganz vereinzelte haben sich abgelöst. Hieraus wurde der Schluss gezogen, dass die Geisseln selbst nicht immer den gleichen Grad von Empfindlichkeit besitzen. Auf dieselbe Ursache ist sicherlich auch Löffler's oben erwähnte Beobachtung an Typhusbacillen zurückzuführen. Wenn diese einer erst 5—8 Stunden alten Kultur entnommen werden, so sind sie erst kurze Zeit den ungünstigen Einflüssen der Kultur ausgesetzt gewesen. Denn nachtheilige Einwirkungen, unnatürliche Verhältnisse bietet jede Kultur, selbst wenn das üppigste Wachsthum in ihr zu herrschen scheint. Zwei Umstände sind es besonders, die die Kultur als unnatürlich erscheinen lassen, einmal die Zusammendrängung unzähliger Individuen in engem Raume, dem Belege eines Agarröhrchens z. B. und die damit verbundene Aufhäufung der eigenen Stoffwechselproducte. Wenn einmal in der freien Natur dem Typhusbacillus Gelegenheit zur üppigen Vermehrung geboten wäre, dann würde doch meistens wohl eine grössere Flüssigkeitsmenge, vielleicht ein Brunnen oder sumpfiges Wasser, zu Gebote stehen, eine solche Anhäufung der Bacillen und ihrer Producte wie in den Kulturen käme sicher nie vor. Die Erfahrung lehrt auch, dass viele Bakterien in mehrere Tage alten Kulturen sich nicht mehr so wohl befinden, wie Anfangs. Dieses Missbehagen äussert sich, ebenso wie bei den Flagellaten, auch in einer grösseren Empfindlichkeit der Geisseln. So erklärt es sich, dass Typhusbacillen aus mehrere Tage alten Kulturen den Einwirkungen der Präparation gegenüber empfindlicher sind und ihre Geisseln abwerfen. Löffler hat die Frage, ob die Geisseln bereits in den Kulturen abgerissen waren oder erst während der Präparation abfielen, nicht gestellt. Aus seinen Angaben[1]) geht aber hervor, dass die 3—4 Tage alten Typhuskulturen lebhaft und allgemein bewegte Bacillen enthielten, deren Geisseln also noch nicht abgefallen sein konnten. Wenn aber trotzdem diese Bacillen in den gebeizten Präparaten nur noch vereinzelte oder gar keine Geisseln mehr trugen und diese selbst abgebrochen in Unmengen herumlagen, so konnte diese Veränderung nur während der Herstellung der Präparate sich vollzogen haben.

---

1) Bakt. Centralbl., VI, p. 220; VII, p. 627.

Da diese möglichst wenig Pepton und andere mit der Beize Niederschläge gebende Stoffe enthalten dürfen, so müssen die den Kulturen entnommenen Proben in viel Wasser aufgeschwemmt werden. Diese Verdünnung stört wohl die Geisseln besonders, die plötzliche Steigerung ihres Wassergehaltes ruft Verquellung hervor, der oft ein Abwerfen vorausgeht. Bei den im zweiten Theil geschilderten Kulturversuchen in stark salzhaltigem Heuinfus war eine derartige Folge der Präparation besonders bemerkbar. Wenn der Heubacillus bei einem Zusatz von 4—6 % NH_4Cl oder 10—20 % KNO_3 erwachsen und bewegungslos geblieben war, schien es einige Male, als ob auch die Geisselbildung unterdrückt worden sei. Erst eine grosse Reihe von Versuchen zeigte, dass die Geisseln in regelmässiger Gestalt entwickelt werden, aber unbeweglich bleiben und leicht während der Präparation sich zersetzen.

Welche Umstände in jedem einzelnen Falle die Empfindlichkeit der Geisseln gesteigert haben, entzieht sich vorläufig unserer Kenntniss. Es müssten sorgfältige Untersuchungen mit Flagellaten angestellt werden. Auch bei diesen konnten einstweilen die Ursachen der grösseren Empfindlichkeit nicht aufgedeckt werden. Dass die Geisseln der Bakterien meistens die Präparation gut vertragen, folgt schon daraus, dass man vorwiegend tadellose Präparate mit vollständigen Geisseln erhält. Mit dem Heubacillus wurden einige genauere Versuche gemacht. Aus einer 24 Stunden alten, 25° warmen Infuskultur, die grosse Mengen schwärmender Stäbchen enthielt, wurden Proben mit Wasser, das auf 22° erwärmt war, im Verhältniss von 1 : 50, 1 : 100, 1 : 200 verdünnt. Die Tropfen trockneten auf dem Deckgläschen in 38, 60, 55 Minuten ein. In allen drei Fällen waren die Geisseln sitzen geblieben.

Von einer peptonhaltigen, 19 Stunden alten Agarkultur des Heubacillus wurde je eine kleine Oese des Beleges in 100, 200 und 400 ccm Wasser von 25° übertragen, die Tropfen trockneten ein in 60, 60 und 80 Minuten. Auch hier hatte die sehr weit getriebene, das erforderliche Maass überschreitende Verdünnung kein Abwerfen der Geisseln veranlasst.

Bei beiden Versuchen waren allerdings die Kulturbedingungen keine ungewöhnlichen gewesen. Aber selbst unter diesen Um-

ständen würden andere Kulturen von demselben Alter vielleicht andere Resultate ergeben haben, denn nicht das Alter der Kultur ist allein die Ursache der grösseren Empfindlichkeit. Weitere Beispiele hier aufzuzählen, ist wohl überflüssig. Man muss darauf vorbereitet sein, in einem Falle nur abgeworfene, im anderen nur ansitzende Geisseln, in einem dritten, dem häufigsten, Falle endlich zwischen diesen Extremen liegende Zustände anzutreffen.

Die von Löffler vorausgesetzte Fragilität sollte aber nicht bloss das Vorkommen abgerissener, ganzer Geisseln, sondern auch die Bruchstücke erklären, die bald den Bacillen noch ansitzen, bald zwischen den ganzen Geisseln sich finden. Durchsucht man Präparate mit vielen abgeworfenen Geisseln genauer, so wird man erkennen, dass ganze Geisseln sehr überwiegen, dass ihre Bruchstücke zwar nicht selten, aber nicht so häufig sind. Ebenso wird man auch an den Bacillen einzelne ganze Geisseln (Heubacillus Taf. III, Fig. 3) häufiger als deren kurze Bruchstücke finden. Da ein Zerbrechen nicht die Ursache der Fragmentbildung sein kann, so mag zur Erklärung wieder auf eine Beobachtung an Flagellatengeisseln hingewiesen werden. Die Peitschengeisseln von Polytoma[1]) bestehen aus einem dicken Stiel, der allein zunächst sichtbar ist und bisher für die ganze Geissel gehalten wurde, und einer sehr dünnen, vielleicht dreimal so langen Schnur, die nur in gebeizten Präparaten zu sehen ist. Diese dünne Schnur hat ungefähr die Dicke der Bakteriengeisseln und dürfte annähernd auch deren Festigkeit besitzen.

Es wurde nun in der citirten Arbeit gezeigt, dass diese zarte Schnur sich leicht um ihren eigenen Stiel oder den Stiel einer anderen Geissel herumschlingt und ganz oder stückweise abreisst, wenn sie neuen Schwingungen ihres Stieles nicht folgen kann. So bleiben oft an einem Stiele eine ganze Anzahl verschieden langer, oft spirillenartiger Schnurstücke hängen. In den dichten Anhäufungen der Bakterien auf Agar oder in gut nährenden Lösungen werden jedenfalls die zahlreichen diffusen Geisseln desselben Individuums, als auch besonders verschiedener, dicht aneinander vorbeischwimmender Individuen sich verfangen und verflechten, aber bei Lostrennungsversuchen nicht selten

1) Vergl. meine Arbeit, diese Jahrbücher, XXVI, p. 196, Taf. XII.

ganz oder theilweise abreissen. So würde sich die Entstehung der Geisselbruchstücke, der freien sowohl als der noch ansitzenden leicht erklären.

Der Vorgang der Geisselablösung wurde als „Abwerfen" bezeichnet, womit schon gesagt ist, dass die Ursache davon nicht in den Geisseln allein, sondern auch in den Bakterienzellen zu suchen ist. Man müsste von einem „Abreissen" reden, wenn man annehmen wollte, dass nur durch ihre eigenen Schwingungen, die vielleicht fieberhaft gesteigert sein könnten, die Geisseln den Zusammenhang mit der Zelle verlören. So einfach scheint der Vorgang nicht zu sein.

2. *Die Einrollung der Geisseln.*

Das Abwerfen der Geisseln ist nicht die einzige Veränderung, die während der Herstellung der Präparate eintreten und später zu Missdeutungen Veranlassung geben kann.

Die Geisseln der Flagellaten werden, wie ich genauer für Polytoma und Euglena gezeigt habe, nicht immer unverändert abgeworfen, sondern erleiden unter dem Einfluss störender Einwirkungen eine andere Veränderung, die an lebendem Material als eine Contraction zu einem kleinen Bläschen, in gebeizten Präparaten als eine uhrfederartige Aufrollung erscheint. Erst später lösen sich dann die aufgerollten und verquellenden Geisseln von den Flagellatenkörpern ab. In günstigen Präparaten sitzen diesen aber noch die aufgerollten Geisseln an[1]).

Auch die Geisseln der Bakterien rollen sich zuweilen in solcher Weise auf. Einen solchen Fall hat bereits Löffler[2]) von einem Bacillus mit polaren Einzelgeisseln abgebildet. Nur hat Löffler keine Erklärung gegeben, er erwähnt bloss, dass die Geissel häufig an einem Ende zu einem runden Kreise aufgerollt war. Diese Einrollung stellt nicht etwa ein gerade fixirtes Stadium der Geisselbewegung dar, sondern ist eine Absterbeerscheinung. Solche eingerollte Geisseln rollen sich nicht wieder auf, sondern zersetzen sich.

---

1) Vergl. meine Arbeit, Taf. XII, Fig. 2—4, 27, 28.
2) Bakt. Centralbl., VI, p. 219, Taf. I, 1.

Bei sorgfältigem Suchen wird man vielleicht in jedem Präparate einzelne solche Einrollungen finden, in manchen Präparaten treten sie ausserordentlich häufig auf, als Zeichen dafür, dass die Bakterien empfindlicher wie sonst waren. Am merkwürdigsten werden solche Aufrollungsbilder bei diffusen Geisseln. In den Fig. 13, Taf. III, 4, Taf. V sind solche für den typhusähnlichen Wasserbacillus, in Fig. 12, 13, 14, Taf. II für den Heubacillus wiedergegeben. Der erstere war in Heuinfus mit 5 % schwefelsaurem Ammon gewachsen, zwei Tage alt und ebenso lebhaft bewegt wie in reinem Infus. Der Bacillus subtilis entstammte einer viertägigen Agarkultur[1]) von ausserordentlicher Lebhaftigkeit der Schwärmbewegung. Statt der fädigen Geisseln sitzen dem Bacillus jetzt Ringe auf, so dass besonders, wenn alle Geisseln sich eingerollt haben, ganz absonderliche Bilder sich zeigen (Fig. 13, Taf. II). In dem Präparat liegen auch abgelöste Ringe herum und auch Geisseln, die erst zum Theil sich aufgerollt haben (Fig. 14, Taf. II; Fig. 13d, Taf. III), ähnlich den noch festsitzenden in Fig. 13b, Taf. III; Fig. 13, Taf. II. Da Abwerfen und Einrollen die verschiedenen Geisseln desselben Individuums treffen kann, so findet man auch Bacillen, die nur noch einen einzigen Ring oder doch nur noch wenige tragen (Fig. 13, Taf. II; Fig. 13c, Taf. III). Endlich kommen häufig Individuen vor, deren Geisseln zum Theil noch ausgestreckt, zum Theil schon aufgerollt sind (Fig. 12, Taf. II; Fig. 13a, Taf. III). Kurz, es ergiebt sich eine grosse Mannigfaltigkeit der Bilder. Besonders merkwürdig sieht es aus, wenn mehrere Bacillen mit allgemein eingerollten Geisseln nahe beisammen liegen, wie das Photogramm 4, Taf. V für den typhusähnlichen Wasserbacillus darstellt. Die Stäbchen sind in einen feinen Schaum eingebettet, den man wohl zunächst nicht für ein Product der Geisseln halten möchte. Wie leicht solche Präparate zu Irrthümern führen können, braucht wohl nicht erst gezeigt zu werden.

1) Die Zusammensetzung des Agars war eine ungewöhnliche, hat aber mit der Einrollung wohl keinen Zusammenhang. Als Nährmaterial enthielt der Agar einen Kaliextract aus einer Subtilis-Kultur in Heuinfus mit 4 % NH_4Cl, der in der Weise hergestellt war, dass nach Entfernung der Flüssigkeit die zurückbleibende Bakterienmasse mit 2 % Kalilauge vier Stunden lang im Dampfsterilisator gekocht wurde. Dann wurde durch Asbest abgesaugt und das starke alkalische Filtrat mit Milchsäure neutralisirt. Diese Lösung wurde dem Agar zugesetzt.

Die Einrollung der Geisseln wurde an Heubacillen, die auf den verschiedensten Substraten erwachsen waren, beobachtet, in Heuinfus, in einer Nährlösung von 1 % weinsaurem Ammon und 1 % Rohrzucker, in einer anderen von 10 % Salmiak und 3 % Traubenzucker, auf Peptonzuckeragar.

Auch der typhusähnliche Wasserbacillus rollte seine Geisseln ein, ohne dass ein bestimmter Zusammenhang mit dem Nährboden zu erkennen war. Der echte Typhusbacillus, auf Peptonzuckeragar erwachsen, ergab oft dieselben Bilder wie der ihm ähnliche Wasserbacillus. Auch bei Plasmolyse auf dem Deckglas mit schwachen Salzlösungen, 0,5 % KNO_3, 0,25 % $NaCl$, neigte der echte Typhusbacillus, der Bacillus der blauen Milch und ein fluorescirender Bacillus sehr zur Einrollung der Geisseln. Oft waren auch beim echten Typhusbacillus zusammengelagerte Stäbchen von feinem Schaum eingerollter Geisseln umgeben. Auch an Choleravibrionen wurden solche Einrollungen beobachtet.

Das Spirillum sputigenum mit seinem lateralen Geisselbüschel liefert recht merkwürdige Bilder, wenn die Geisseln zu einem Schopf sich zusammengedreht haben und nur ihre freien Enden einrollen können: einer anscheinend besonders dicken Geissel sitzen die kleinen Ringe auf (Fig. 15e, Taf. III). Wie bei anderen Bakterien treffen auch hier Abwerfen und Einrollung oft zusammen, wodurch Bilder wie Fig. 15d, Taf. III sich von selbst erklären. Auch isolirte Ringe und abgeworfene, theilweise aufgerollte Geisseln wurden hier gefunden (Fig. 15f, Taf. III).

Die frei herumliegenden Ringe können auf zweierlei Weise entstanden sein, wie schon für die Flagellaten gezeigt wurde. Entweder rollen sich die Geisseln auf, solange sie noch den Bakterien ansitzen und lösen sich bereits als Ringe ab, oder die Geisseln werden ausgestreckt abgeworfen und rollen sich dann erst ein. Alle eingerollten Geisseln, gleichviel ob sie an den Bacillen hängen bleiben oder sich noch ablösen, verquellen jedenfalls in kurzer Zeit bis zur Unkenntlichkeit. Ebenso schnell wie bei den Flagellaten wird wohl auch bei den Bakterien die Aufrollung der Geisseln verlaufen, d. h. in einer oder wenigen Minuten, oder in noch kürzerer Zeit.

3. *Die Zersetzung abgeworfener Geisseln.*

Die vollständige Zersetzung einer ausgestreckten oder eingerollten Flagellatengeissel dauert nach einer früher[1]) begründeten Abschätzung ungefähr 1—2 Stunden, die viel zarteren und substanzärmeren Geisseln der Bakterien werden sicherlich in kürzerer Zeit, vielleicht schon in $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde gänzlich verschwinden können. Dieser Umstand ist wichtig für die Kritik mancher Beizungserfolge. Es kann trotz tadelloser Beize und bester Bewegung der Bakterien doch geschehen, dass keine oder doch nur wenige Geisseln in den Präparaten zu sehen sind. Hier ist zu vermuthen, dass in der viertel oder ganzen Stunde, die vielleicht der etwas grosse Tropfen zum Eintrocknen auf dem Deckglas gebrauchte, die abgeworfenen oder eingerollten Geisseln sich vollständig zersetzt haben. Um dieser Schädigung möglichst vorzubeugen, nehme man kleine Tropfen und streiche sie flach aus, so dass sie in wenigen Minuten eintrocknen.

Aber nicht bloss abgeworfene Geisseln verquellen bei den Flagellaten in einiger Zeit, auch die sitzengebliebenen erscheinen in den Präparaten stets um vieles dicker als der Wirklichkeit entspricht. Es wurde in der schon öfter citirten Arbeit nachgewiesen, dass auch hier eine unvermeidliche Quellung vorliegt, die auch noch durch die Wirkung der Beize verstärkt wird. Auch alle Bakteriengeisseln sind in den Präparaten mehr oder weniger aufgequollen.

Alle abgeworfenen Geisseln der Flagellaten nehmen aber schliesslich soviel Wasser auf, dass sie sich ganz zersetzen bis auf einige undeutliche Reste. Dasselbe Schicksal trifft auch alle abgeworfenen Bakteriengeisseln, die deshalb in glücklichen Präparaten auf verschiedenen Stufen der Verquellung zusammen liegen. Ebenso wie die Wimpern der Flimmerepithelien[2]) quellen auch die abgeworfenen Geisseln von Flagellaten und Bakterien nur in der Querrichtung, sie werden deshalb dicker, aber nicht länger. Einige Ausnahmen kommen freilich vor.

---

1) l. c., diese Jahrbücher, XXVI, p. 224.

2) Siehe Engelmann, Herrmann's Handbuch, I, 11, p. 383.

Einige Bilder verquollener abgeworfener Geisseln des Bacillus subtilis sind aus demselben Präparat auf Taf. II. Fig. 16—18 zusammengestellt. Die Nährlösung enthielt 3% Pepton, 1% Traubenzucker, 0,5% Liebig's Extract und einen Zusatz von 4% Chlorammonium. Dem Salzgehalt ist es jedenfalls zuzuschreiben, dass beim Aufschwemmen im Wasser alle Geisseln, auch die sitzenbleibenden, noch stärker aufquollen als sonst. Stark verquollene Geisseln, die nur noch sehr schwach sich färbten, werden auch in Präparaten aus Heuinfus und anderen Nährlösungen ohne hohen Salzgehalt öfter gefunden. Unter den abgeworfenen Geisseln der oben erwähnten Kultur waren viele (Taf. II, Fig. 16) noch nicht stärker aufgequollen als die ansitzenden (Taf. II, Fig. 15), viele waren aber 3—4mal so dick (Taf. II, Fig. 17) und nur noch schwach gefärbt. Von einer Verlängerung ist die Quellung, wie schon erwähnt, nicht begleitet.

Ein interessantes Stadium, das an gewisse Erscheinungen an den Geisseln von Euglena[1]) erinnert, ist in Fig. 18, Taf. II dargestellt. Die Quellung der Geissel hat begonnen, aber noch nicht die ganze Geissel durch und durch erfasst, aus einem noch nicht gequollenen, stärker gefärbten Faden treten wolkenartig die blass gefärbten, bereits verquollenen Schichten der Oberfläche hervor. Das Endergebniss der Quellung ist eine vollständige Auflösung, ein vollständiges Zerfliessen der Geisseln, das, wie schon erwähnt, ungefähr in $^1/_4$—1 Stunde sich abspielt.

Wenn die Verquellung nicht gleichmässig die Geisseln ihrer ganzen Länge nach erfasst, sondern, wie bei manchen Flagellatengeisseln, an einem Ende beginnt und allmählich an der Geissel herabläuft, so kann es geschehen, dass das eine Stück bereits vollständig aufgelöst ist, während der Rest eben anfängt zu verquellen. Trocknet eine Geissel in einem solchen Zustande fest, so färbt sich nur noch der nicht gequollene Rest und erscheint als ein Geisselbruchstück. Die meisten Bruchstücke entstehen sicher nicht auf diese Weise, sondern durch Zerreissen mit einander verwickelter Geisseln.

Die eingerollten Geisseln verquellen in derselben Weise.

1) Diese Jahrbücher, XXVI, p. 192.

4. *Die Zersetzung der Geisseln an abgestorbenen Bakterien.*

Abwerfen, Einrollung und Verquellung der Geisseln sind Vorgänge, die nur dann eintreten, wenn lebende Bakterien von störenden Einflüssen, z. B. der Verdünnung bei der Präparation, getroffen werden. Die Geisseln solcher Bakterien sind selbst lebendig und deshalb vollziehen sich alle die genannten Veränderungen in kurzer Zeit als Reaction der lebendigen, reizbaren Geisselsubstanz. In den Kulturen wirken so plötzliche Aenderungen, wie bei der Herstellung der Präparate, niemals auf die Bakterien und ihre Geisseln ein; Umschlag der Reaction, Anhäufung giftiger Stoffwechselprodukte, Absperrung des Luftzutrittes durch Hautbildung oder starke Zusammenhäufung der Individuen, alle diese Veränderungen, die bei plötzlichem Eintritt vielleicht ein Abwerfen oder eine Einrollung der Geisseln hervorrufen würden, wachsen nur ganz allmählich zu einem schädlichen Grade heran. Die Bakterien erliegen langsam solchen Einflüssen und sterben ab, ohne ihre Geisseln abgeworfen zu haben. Mit den Zellen sterben auch die Geisseln ab und verlieren dabei die Eigenschaften der Einrollbarkeit und Verquellbarkeit. In den Kulturen verfallen solche abgestorbene Bakterien mit ihren noch ansitzenden, ebenfalls todten Geisseln einer sehr langsamen Zersetzung, die ganz eigenartige Bilder gewährt.

Durch Versuche mit Flagellaten (Euglena und Polytoma) wurde festgestellt, dass todte Geisseln nicht mehr quellbar sind und, selbst unter der Einwirkung von Fäulnissbakterien, nicht schneller sich zersetzen als der ganze Organismus. Die Flagellaten wurden durch $^1/_{100}$ concentrirte Schwefelsäure, 0,25 % Jod in 1 % Jodkaliumlösung und durch siedendes Wasser getödtet. Ihre Geisseln waren sitzen geblieben und wurden mit dem übrigen Körper der Maceration in Wasser unterworfen. Die Reagentien waren durch mehrmalige Sedimentirung und Erneuerung des Waschwassers entfernt worden. Die abgebrühten Organismen blieben in einem bedeckten Bechergläschen stehen und waren am fünften Tage von zahlreichen Fäulnissbakterien umschwärmt, an den Geisseln war noch keine Zersetzung bemerkbar. Selbst am neunten Tage, als die Bakterien sich sehr stark vermehrt und um die Flagellaten in dichten Haufen angesammelt hatten, hatte die

Zersetzung erst an wenigen Geisseln begonnen. Erst als fünf Tage später, also 14 Tage nach der Tödtung, auch die meisten Körper der Flagellaten stark angegriffen waren, hatten ihre Geisseln sich völlig zersetzt oder doch soviel von ihrer Substanz verloren, dass sie sich nur noch ganz schwach färbten. Eine Quellung hatte hierbei nicht stattgefunden. Aehnlich verhielten sich die mit Jod abgetödteten Organismen.

Viel schneller zersetzten sich die mit 1 procentiger Schwefelsäure behandelten Proben, schon am fünften Tage zerfielen die Zellkörper und die Geisseln, letztere wiederum ohne Quellung.

In Reinkulturen von Bakterien kann ja begreiflicher Weise der Zerfall abgestorbener Individuen nur langsam verlaufen und wird im Verhältniss zur Kleinheit und Zartheit dieser Organismen eine lange Zeit brauchen. Es ist nicht möglich, die Ursachen näher anzugeben, welche in den Kulturen das Absterben hervorrufen, die bereits erwähnten Umstände mögen dabei wohl eine Rolle spielen.

Bei der allmählichen Zersetzung solcher abgestorbenen Bakterien unterliegt gewöhnlich der Protoplast einer schnelleren Auflösung, als die Haut und die Geisseln. Man findet vollständig oder bis auf einige Körnchen entleerte Hautsäcke mit den noch ansitzenden, schwach gefärbten Geisseln in jeder älteren Kultur (Taf. III, Fig. 17 Bacillus fluorescens longus, Taf. III, Fig. 6, 7 Bacillus subtilis).

Aber selbst die Haut wird oft schneller gelöst, als die abgestorbenen Geisseln, wodurch, besonders bei diffusen Geisseln, höchst merkwürdige Zersetzungsbilder entstehen (Taf. III, Fig. 4, 5, Taf. V, Fig. 5 Bacillus subtilis).

In geeigneten Präparaten, z. B. aus einer zweitägigen Heuinfuskultur des Bacillus subtilis, kann man alle erdenklichen Stadien nebeneinander sehen, von solchen mit eben beginnendem Zerfall des Bacillenleibes bis zu dessen vollständiger Auflösung. Da die Geisselbehänge oft noch ganz intact sind (Taf. III, Fig. 4, Taf. V, Fig. 5) und sich auch noch ebenso stark färben, wie am ganzen Stäbchen, so entsteht der Eindruck, als ob parasitische Spirillen den Bacillus zerstört hätten. Oft sieht man als seinen letzten Rest nur noch ein oder einige rothgefärbte Körnchen, von denen bald noch der reiche Geisselbehang unvermindert

ausstrahlt (Taf. V, Fig. 5), bald nur noch einzelne Geisseln ausgehen. Es sieht aus, als ob die Spirillen, nachdem sie ihr Zerstörungswerk vollendet hatten, sich von der erschöpften Nahrung weggewendet hätten, um neue Opfer zu befallen. Derartige Bilder haben mich lange Zeit in meiner Ansicht bestärkt, dass die diffusen Geisseln wirklich Spirillen seien.

Keineswegs liegen etwa verunreinigte Kulturen vor, etwa in der Art, dass die beiden im Photogramm 5, Taf. V dargestellten Individuen zwei verschiedenen Arten angehörten. Man kann in denselben Präparaten lückenlose Entwickelungsreihen, oder besser gesagt, Zerstörungsreihen zusammensuchen, die jeden Irrthum ausschliessen.

Es ist wohl überflüssig, die vielen Möglichkeiten und Unmöglichkeiten auszuklügeln, welche die Löslichkeitsdifferenzen zwischen Haut, Geisseln und Protoplast der Bakterienzelle erklären könnten. Im Zusammenhang mit anderen Erscheinungen soll im IX. Capitel dieses Theiles nochmals daran erinnert werden.

Die geschilderten eigenthümlichen Zersetzungszustände des Heubacillus sind in Heuinfuskulturen am ersten Tage noch selten und noch nicht so weit vorgeschritten, der Bacillenkörper hat noch scharfe Umrisse und körnig zerfallenen Inhalt. Erst am zweiten und dritten Kulturtage werden die letzten Stadien der Auflösung häufig und sind oft so gemein, dass schon dadurch der Eindruck einer Spirillenkrankheit erweckt werden könnte. In älteren Kulturen werden sie wieder seltener, weil zuletzt auch die Geisseln aufgelöst werden.

Nicht nur in Heuinfus, auch in allen anderen gut nährenden Lösungen, die im zweiten Theile aufgezählt worden sind, in Agar- und Gelatinekulturen entstehen solche Zersetzungszustände. Je üppiger die Entwickelung, je kräftiger in Folge dessen die sporenhaltige Haut auf der Oberfläche der Lösungen ist, um so zahlreicher werden auch die Auflösungszustände abgestorbener Bacillen.

Bei genauerer Bekanntschaft mit dem Object gelingt es schliesslich auch, die ersten Stadien der Auflösung an lebendem Material, im hängenden Tropfen zwischen gesunden Stäbchen und Sporen wieder zu erkennen. Es fällt sofort auf, dass alle diese absterbenden Bacillen trotz ihrer Geisselbehänge unbeweglich sind. Wenn in drei und vier Tage alten Heuinfuskulturen eine

starke Abnahme der Stäbchen regelmässig eintritt, so beruht dies nicht allein darauf, dass sie zur sporenbildenden Haut ausgewachsen sind, sondern besonders darauf, dass sie abgestorben sind und in die geschilderten Zersetzungszustände sich verwandelt haben. Dieselben Erscheinungen des langsamen Absterbens wurden bei folgenden Bakterien beobachtet: Typhusbacillus, typhusähnlicher Bacillus, Bacillus Megaterium, Clostridium butyricum.

Auch hier waren die diffusen Geisselbehänge oft noch vollkommen erhalten, während die Bacillen bis auf einige winzige Körnchen verschwunden waren. Viel seltener als bei Bakterien mit diffusen, begegnet man solchen Zuständen bei Bakterien mit polaren Geisseln. Ganz fehlen sie auch in deren Kulturen nicht, können aber wegen der geringeren Zahl der Geisseln niemals so auffällige Formen darbieten, wie bei diffuser Begeisselung.

IV. Entwickelung der Geisseln.

Ueber die Entwickelung der winzigen Bakteriengeisseln liegen bis jetzt keine Beobachtungen vor. Nur vermuthungsweise spricht sich Zopf[1]) dahin aus, dass die Geisseln der in den Schwärmzustand übergehenden Cladothrixglieder fertig hervorgestreckt werden, sobald diese sich von einander trennen. Er möchte vermuthen, dass an den Polen der Glieder feine Poren vorhanden sind, durch welche ein Protoplasmafaden, die Geissel, augenblicklich hervorgeschoben wird. Zu dieser Vermuthung wurde Zopf durch die Annahme verleitet, dass die Geisseln an den Enden der Cladothrixschwärmer sitzen, also an Stellen, die, solange der Gliederverband noch nicht gelockert ist, keinen Platz für eine zeitigere Geisselbildung darbieten. Da nun aber gleichzeitig mit dem Zerfall des Fadens auch die Bewegung der Glieder beginnt, so müssen, so folgert Zopf weiter, die Geisseln auch plötzlich herausgestreckt werden. Diese Ansicht ist aber durch den Nachweis hinfällig geworden, dass die Geisselbüschel seitlich an den Cladothrixgliedern sitzen, wo ihnen auch vor der Auflockerung des Fadens zwischen diesem und der Scheide ein langsameres

1) Zur Morphologie der Spaltpflanzen, 1882, p. 7.

Herauswachsen gestattet ist (Taf. I, Fig. 13—16). Für Chromatium Okenii erwähnt Bütschli[1]), dass erst kurz vor der Durchschnürung der beiden Tochterindividuen eine neue Geissel an dem ursprünglich geissellosen Pole auftritt. Diese neue Geissel war viel kürzer als die alte. Speciellere Beobachtungen hat Bütschli nicht mitgetheilt.

Ueber die Entwickelung der Geisseln bei den Flagellaten und den Schwärmsporen von Algen und Pilzen liegen einige wenige hier zu erwähnende Angaben vor. So hat Clark[2]) die Entwickelung der Geisseln bei der Theilung von Codosiga pulcherrima verfolgt. In wenigen, ungefähr fünf Minuten wuchsen die Geisseln auf mehr als die Hälfte ihrer endgültigen Länge heran, in ca. 15 Minuten war diese erreicht. Rothert[3]) beschreibt, dass die Cilien an den nackten Schwärmern von Saprolegnia zunächst als kurze, gerade, hin- und herschwingende Borsten sichtbar werden und schnell unter Zunahme der Bewegung zu langen, dünnen Fäden auswachsen. Endlich hat Strasburger bei den Schwärmsporen von Vaucheria[4]), Oedogonium[5]) und Cladophora[6]) die Entstehung der Cilien genauer beobachtet. Diese wurden bei den drei Algen nicht augenblicklich in ganzer Länge hervorgestreckt, sondern traten zunächst als kleine Knöpfchen über die Oberfläche des membranlosen Sporenkörpers hervor und verlängerten sich zwar schnell, aber doch allmählich und nicht plötzlich bis zu ihrer endgültigen Grösse. Da Codosiga nur eine zarte Hüllhaut hat, die Schwärmsporen der Algen und Pilze aber nackt sind, so können alle diese Beispiele nur mit Einschränkung zum Vergleich herangezogen werden. Sie alle zeigen aber, dass auch dort, wo keine Membran dem Hervorstrecken der Cilien ein besonderes Hinderniss entgegenstellt, dieser Vorgang nicht augenblicklich, sondern im Verlaufe mehrerer Minuten und in einem solchen Tempo erfolgt, dass seine einzelnen Phasen der Beobachtung zugänglich bleiben.

---

1) Bau der Bakterien, p. 15.

2) Anals and Magaz. of nat. hist., 4. Serie, I, 1868, p. 198, Taf. V, Fig. 16—22.

3) Cohn's Beitr. z. Biol., V, p. 321.

4) Studien über Protoplasma, 1876, p. 8, Zellbildung und Zelltheilung, 3. Aufl. 1880, p. 85; Histol. Beitr., IV, 1892, p. 68.

5) Histol. Beitr., IV, p. 65.

6) Histol. Beitr., IV, p. 75.

1. Entwickelung der Geisseln bei der Theilung von Spirillum Undula.

Die auf dem Deckglas eingetrockneten Spirillen stellen entweder einen Halbkreis (◡) oder zwei zu einem ◡◠ vereinigte Halbkreise dar. Im ersten Falle steht nach Löffler[1]) nur an einem Ende ein Geisselbüschel, im anderen Falle an jedem Ende einer. Jedoch hat Löffler auch bei halbkreisförmigen Individuen an beiden Enden Geisseln gesehen. Diese Verschiedenheiten beruhen, wie hier gezeigt werden soll, auf der Theilung der Spirillen. Ihre Grundform ist die eingetrocknet halbkreisförmige Zelle mit einem Geisselbüschel an nur einem Ende (Taf. I, Fig. 1, 2).

Der erste Schritt zur Theilung besteht in der Entwickelung eines zweiten Geisselbüschels an dem andern Ende. Die Geisseln sprossen als kurze Fädchen hervor (Taf. I, Fig. 3). Ihre endgültige Länge scheinen die Geisseln zwar schnell, aber doch sicher nicht augenblicklich zu erreichen, was wohl daraus folgt, dass in lebhafter Theilung begriffene Spirillen die jungen Geisselbüschel auf verschiedenen Stadien des Wachsthums zeigen (Taf. I, Fig. 3, 4, 5, 10). Würden die Geisseln als Protoplasmafäden augenblicklich hervorgestreckt, so würde es wohl nicht möglich sein, solche Bilder zu erhalten, wie die Präparate in grosser Menge darbieten.

Gleichzeitig mit der Entwickelung des neuen Geisselbüschels erfolgt auch eine Verlängerung des Spirillenkörpers, der eingetrocknet immer noch gleichsinnig gebogen erscheint, der Halbkreis kann bis zu einem $^3/_4$-Kreis sich schliessen (Taf. I, Fig. 5, 6, 10). Jetzt ist meistens auch der neue Geisselbüschel vollständig entwickelt. Es folgt hierauf die Umbiegung des Spirillenkörpers zum zweiten entgegengesetzt gebogenen Halbkreis (Taf. I, Fig. 7, 11), und wenn dieser vollendet ist, hat sich gewöhnlich auch die Theilung vollzogen, die beiden neuen Spirillen heben sich an ihrer Berührungsstelle deutlich von einander ab (Taf. I, Fig. 8). Jetzt trennen sich die beiden Individuen, die nun wiederum halbkreisförmig sind und nur einen Geisselbüschel tragen, von einander.

---

1) Bakt. Centralbl., VI, p. 217.

Da die Theilung während der Bewegung ausgeführt wird, so ist es nicht möglich, durch Beobachtung an einem Exemplar die Zeit zu bestimmen, die der Vorgang beansprucht. Es dürfte wohl unter günstigsten Bedingungen die Theilung nicht schneller verlaufen als bei anderen Bakterien, also vielleicht 20—30 Minuten dauern. Auf die Entwickelung des neuen Geisselbüschels würde ungefähr die Hälfte dieser Zeit, also 10—15 Minuten, zu rechnen sein, da die neuen Geisseln gewöhnlich ihre volle Länge erreicht haben, wenn der Spirillenkörper sein Wachsthum erst halb vollendet hat. Dass diese Bestimmungen nur den Werth einer mehr oder weniger wahrscheinlichen Abschätzung haben sollen, versteht sich wohl von selbst.

Nicht immer lösen sich die beiden neuen Spirillen von einander ab, sondern theilen sich weiter, so dass mehrgliedrige Ketten entstehen. Löffler[1]) beobachtete bei einem Exemplar mit drei Schraubengängen (drei Halbkreisen) auf der Höhe des mittleren Schraubenganges ebenfalls einen Geisselbüschel. Ich habe eine schlangenartige, fünfgliedrige Kette gefunden, die an ihren beiden Enden und an drei Krümmungsstellen Geisselbüschel trug. Gewöhnlich trennen sich aber schon die ersten Generationen von einander ab und wiederholen dann den oben geschilderten Theilungsvorgang.

Ueber das Verhalten des Inhaltes bei der Theilung gaben meine Präparate keinen Aufschluss, da die meisten am Rande des eingetrockneten Tropfens liegenden Spirillen beim Eintrocknen plasmolysirt worden waren. Ein Vergleich unserer Figuren zeigt, dass die Contraction des Inhaltes vollkommen beziehungslos zur Theilung und Geisselentwickelung geschieht, was bereits im IV. Capitel des I. Theiles dargelegt wurde.

2. *Entwickelung der Geisseln bei der Sporenkeimung von Bacillus subtilis.*

Praźmowski[2]) giebt an, dass die aus keimenden Sporen hervorwachsenden Stäbchen zunächst unbeweglich sind und erst

1) l. c., VI, p. 217.

2) Untersuchungen über die Entwickelungsgesch. u. Formentwirkung einiger Bakterien, 1880, p. 13.

nach einiger, von dem genannten Autor nicht genauer ermittelten Zeit zu schwärmen beginnen, nachdem schon eine Anzahl Tochterstäbchen sich gebildet haben. Obgleich die Keimung der Sporen im hängenden Tropfen in feuchter Kammer verlief, sah doch Praźmowski die Schwärmbewegung eintreten.

Brefeld[1]) dagegen konnte in seinen feuchten Kammern, in denen schon nach neun Stunden wieder Sporen gebildet wurden, gar keinen Schwärmzustand beobachten. Brachte aber Brefeld eine grosse Zahl Sporen in eine grössere Menge Nährlösung und kochte diese mit den Sporen einige Minuten auf, so sah er, dass „das Ausschwärmen in allen Stadien nach eben beendeter Keimung" eintrat. Auf Taf. I, Fig. 3 bildet Brefeld kurze Ketten mit einer Geissel an der Spitze, mit der leeren, noch anhängenden Sporenhaut an der Basis ab. Die Geissel hat Brefeld nach Koch's Methode mit Campecheholzextract gefärbt. Da nun aber Bacillus subtilis nicht polare Einzelgeisseln, sondern diffuse Geisseln besitzt, so werden wohl Brefeld's Kulturen nicht ganz rein gewesen sein.

Wenn meine in der Einleitung ausgesprochene Vermuthung, dass die eigenartigen Geisseln des Bacillus subtilis parasitische Spirillen sein könnten, richtig gewesen wäre, dann hätte man an den jungen Keimstäbchen am sichersten die erste Ansiedelung einzelner solcher Spirillen nachweisen können. Eine gewisse Stütze fand meine Vermuthung in einer von Praźmowski mitgetheilten Beobachtung. Dieser[2]) schildert, dass die aufgequollenen Sporen kurz vor dem Hervortreten des Keimlings in eine zitternde, fast tanzende Bewegung gerathen, die nicht bloss molecular sein könne, da sie zuweilen ziemlich bedeutende Ortsveränderungen veranlasse. Man konnte annehmen, dass die parasitischen Spirillen sich bereits an die aufgequollenen und zu neuem Leben erwachten Sporen ansetzten und so deren Bewegung hervorriefen. Freilich vertrug sich mit einer solchen Erklärung nicht die andere, auch von Praźmowski festgestellte Thatsache, dass die neuen Stäbchen zunächst unbeweglich sind.

Meine eigenen Beobachtungen wurden so ausgeführt, dass

---

1) Untersuchungen IV, 1881, p. 45.
2) l. c., Untersuchungen, p. 12.

das zur Aussaat benutzte Sporenmaterial nach Brefeld's Recept erst zehn Minuten lang bei 94° auf dem Wasserbade erhitzt und dann in grossen Mengen in Probirröhrchen mit sterilem Heuinfus übertragen wurde. Bei 30° waren die ersten Veränderungen schon nach 1—1½ Stunden eingetreten, in einem Falle (I) mit vier Tage alten Sporen hatten nach einer Stunde viele von ihnen ihren Glanz verloren und waren schwach aufgequollen; in einem anderen Falle (II) mit acht Tage alten Sporen waren diese alle nach 1½ Stunden glanzlos und stark aufgequollen, bei ganz vereinzelten begann eben das Hervortreten des Keimlings.

Bei I waren 2¼ Stunden nach der Aussaat alle Sporen gequollen, viele keimten bereits; fertige neue Bacillen fehlten noch.

Die Kultur II enthielt drei Stunden nach der Aussaat gequollene Sporen, keimende Sporen mit verschieden weit hervorgetretenem Keimling, viele fertige Keimstäbchen und zweigliedrige Keimkettchen mit noch anhaftender Sporenhaut. Einzelne Stäbchen und Pärchen hatten die Sporenhaut bereits abgestreift.

In beiden Kulturen hätte jetzt die von Prażmowski erwähnte eigenthümliche Bewegung der keimenden Sporen herrschen müssen — davon war aber nichts zu bemerken, die zitternde und wackelnde Bewegung der Sporen und Keimlinge überschritt niemals die Grenzen einer Molecularbewegung, bei der ja auch ansehnliche Excursionen vorkommen können. Auch die bereits ausgebildeten Stäbchen waren noch unbeweglich. Geisseln konnten weder an den gequollenen Sporen, noch an den Keimlingen nachgewiesen werden. Die ausgewachsenen Stäbchen liessen auch noch keine Entwickelung von Geisseln erkennen.

Die Vermehrung der Stäbchen, die Auskeimung der zurückgebliebenen Sporen verlief in beiden Kulturen in gleicher Schnelligkeit. Das erste typisch schwärmende Stäbchen wurde in Kultur I 3¾ Stunden nach der Aussaat gefunden, selbst 6½ Stunden nach dieser waren, obgleich die Bacillen sehr deutlich sich vermehrt hatten, Schwärmer noch nicht häufig. Dagegen zeigten viele einzelne oder zu Ketten und Kettenhäufchen zusammengeschaarte Bacillen eine entschieden nicht bloss moleculare, wackelnde und schaukelnde Bewegung an Ort und Stelle. Zu diesem Zeitpunkte fanden sich noch ausgekeimte Sporen mit einem Stäbchen (Taf. II, Fig. 1), viele mehrgliedrige Keimketten mit leerer Sporen-

haut an der Basis (Taf. II, Fig. 2). An diesen waren keine Geisseln, auch nicht junge Zustände nachzuweisen. Wohl aber gingen von einzelnen oder zusammengehäuften Bacillen bereits junge, ausserordentlich zarte, die ganze Oberfläche bedeckende Geisseln aus (Taf. II, Fig. 3). Ein und eine halbe Stunde später, also $7^3/_4$ Stunden nach der Aussaat, hatten sich die Bacillen stark vermehrt, die Bewegung sich gesteigert, vollkommen ruhig war kein Stäbchen und keine Kette mehr, alles, was nicht bereits lebhaft herumschwärmte, wackelte und schaukelte umher, die Ketten lockerten sich in Folge dessen auf, die Bacillenhaufen zeigten fortwährend andere Bilder in Folge der unausgesetzten Verschiebungen ihrer Glieder. Jetzt war die Geisselbildung allgemein, die Geisseln selbst aber waren noch sehr dünn und auch noch nicht immer so lang, wie sie in älteren Kulturen erscheinen (Taf. II, Fig. 4). Als eine Stunde später, also $8^3/_4$ Stunden nach dem Beginn die Beobachtung abgebrochen wurde, schwärmten die meisten Einzelbacillen und kürzeren Kettchen lebhaft umher, die Geisseln hatten jetzt bereits dieselbe Dicke und Länge (Taf. II, Fig. 5), wie am andern Morgen, als die Kultur 22 Stunden alt geworden war (Taf. II, Fig. 6).

In Kultur II waren $6^1/_2$ Stunden nach der Aussaat bereits etwas mehr typisch bewegte Bacillen und Kettchen vorhanden, als in Kultur I bei gleichem Alter, die meisten waren aber auch hier nur wackelig zitterig bewegt. Geisseln von ausserordentlicher Feinheit waren an der grösseren Hälfte aller Individuen bemerkbar. Nun trat bald, acht Stunden nach der Herstellung der Kultur, allgemein lebhafte Bewegung ein, Einzelbacillen, gerade und geknickte Ketten von 2—6 und noch mehr Gliedern wimmelten lebhaft durcheinander. An der Oberfläche der Flüssigkeit fehlte noch die Haut, aber es fanden sich bereits unbewegliche Kettenbänder, die aus 50 und mehr büschel- und bündelweise an- und übereinander liegenden Ketten bestanden. Die Beschaffenheit der Geisseln konnte, da die Beizung missglückte, hier nicht festgestellt werden.

Dagegen gelang es von einer dritten Kultur (III), die gleichzeitig mit Kultur II angesetzt war und in gleicher Weise sich entwickelt hatte, schöne Präparate herzustellen. Schon 7 Stunden nach der Aussaat herrschte in dieser Kultur III allgemein leb-

hafte Bewegung von Bacillen und Kettchen neben wackeligen und schaukeligen Schwimmversuchen. Die Geisseln waren allgemein noch sehr dünn und hatten auch noch nicht ihre vollständige Länge erreicht (Taf. II, Fig. 8, 9).

Sobald in den Kulturen die Bewegung der Bacillen etwas lebhafter wird und besonders anch das Wachsthum und Schaukeln allgemein sich verbreitet, erblickt man auch an den zurückgebliebenen, eben erst gequollenen oder auskeimenden Sporen eine Bewegung, die nicht bloss molecular sein kann. Die Keimlinge werden hin- und hergeworfen, von einem schwimmenden Bacillus in einem gewissen Abstande mit fortgeschleppt, ohne dass man natürlich die dünnen feinen Geisseln sieht, welche diese Erscheinung vermitteln. Auch abgestreifte leere Sporenhäute schiessen plötzlich, von den Schlägen der unsichtbaren Geisselchen getroffen, ein Stück fort. Diese Erscheinung konnte Prażmowski in 1—2 Stunden alten Kulturen, als noch keine Geisseln gebildet waren, entschieden nicht vor sich haben, er hat sicher nur moleculare Bewegungen gesehen.

Es ergiebt sich sonach, dass die Keimstäbchen noch keine Geisseln entwickeln, sondern dass diese erst entstehen, nachdem die Stäbchen einige Zeit hindurch sich vermehrt haben. Allgemein erscheinen die Geisseln bei 30° ungefähr 6—7 Stunden nach der Aussaat der Sporen. Noch bevor die Bewegung der Bacillen allgemein wird, sind die Geisseln schon vorhanden und rufen durch ihre Schwingungen schaukelnde und wackelnde Bewegungen hervor. Die jüngsten Geisseln, die bei den Keimungsbeobachtungen gefunden wurden, hatten zwar noch nicht die ganze Länge ausgewachsener, aber waren doch schon ziemlich lang und unterschieden sich von diesen besonders durch ihre grosse Feinheit. Es war anzunehmen, dass die Präparate die allerersten, schnell vorübergehenden Stadien der Geisselentwickelung nicht enthalten hatten. Diese fanden sich in einer anderen, ebenfalls aus reinen Sporen im Heuinfus erwachsenen, bereits 18 Stunden alten Kultur, die alle Stadien der Entwickelung darbot. Auch die ersten, eben noch fixir- und färbbaren Zustände waren hier erhalten (Taf. II, Fig. 7). Die Bacillen sind von einem schmalen, feinstricheligen oder feinpunktirten Hof umgeben, den jungen hervorsprossenden Geisseln. Solche Bilder bekommt man sehr

selten, woraus wohl zu schliessen ist, dass dieser Zustand schnell durchlaufen wird. Immerhin zeigt er aber, dass die Geisseln bis zu ihrer ganzen Länge nicht augenblicklich herausgestreckt werden, sondern dass sie zwar schnell hervorwachsen, aber dazu sicher einige Minuten brauchen.

Noch eine Frage verdient eine weitere Besprechung. Selbst wenn die Geisseln nahezu ihre endgültige Länge erreicht haben (Taf. II, Fig. 3, 4, 8, 9), sind sie noch ausserordentlich zart und fein, viel feiner als später. Schlechte oder gute Beizung kann an dem verschiedenen Aussehen der Geisseln in den Fig. 3—6, 8, 9, Taf. II nicht die Schuld tragen, da die betreffenden Präparate an demselben Tage mit derselben tadellosen Beize behandelt worden sind. Im vorigen Capitel wurde darauf hingewiesen, dass in älteren Kulturen die Geisseln empfindlicher werden und während der Präparation leichter verquellen, leichter sich ablösen. So wird sich wohl auch die verschiedene Dicke der Geisseln $6^1/_2$ bis $7^1/_2$ Stunden (Fig. 3, 4, 8, 9, Taf. II) und 22 Stunden (Fig. 6, Taf. II) nach der Sporenaussaat erklären. Durch die Quellung werden die Geisseln nur wenig verlängert, weshalb in dieser Beziehung keine merklichen Unterschiede bestehen. Der wahren Grösse, Länge und Dicke der Geisseln entsprechen also am treuesten die Präparate aus 6—8 Stunden alten Kulturen.

Prażmowski[1]) hat ein anschauliches Bild der Art und Weise entworfen, wie die einzelnen Glieder einer Kette in den Schwärmzustand übergehen und sich von einander zu trennen suchen. Es mache den Eindruck, als ob ein unsichtbares Band die Glieder zusammenhalte, an dem sie hin- und herzerren, um es zu zerreissen. Prażmowski vermuthet, dass eine Schleimhülle, welche die Fäden gleichmässig überzieht, das Auseinanderschwärmen der Glieder verhindert. Abbildungen, wie unsere Fig. 9, Taf. II, machen es wahrscheinlich, dass die Bacillen mit ihren zahlreichen Geisseln sich leicht verfangen und diese das unsichtbare Band sind, das die Stäbchen aneinander fesselt.

1) l. c., Untersuchungen, p. 13—14.

3. Verhalten diffuser Geisseln bei der Theilung.

Wenn Bacillen mit diffusen Geisseln sich weiterhin durch Theilung vermehren, so muss natürlich der dichte Geisselbesatz, der früher ein kurzes Stäbchen bedeckte, nach dessen Streckung sich auf eine grössere Oberfläche vertheilen. Die Geisseln müssten folglich lockerer stehen, um so grössere Zwischenräume zwischen sich lassen, je öfterer Theilungen erfolgt wären. Davon ist aber nichts zu sehen, Ketten von drei, vier und noch mehr Gliedern, die sicher alle Abkömmlinge eines einzigen Stäbchens sind, tragen auf ihrer ganzen Oberfläche denselben dichten Geisselbesatz, wie Einzelstäbchen (Taf. II, Fig. 10). Es bleibt nur die Annahme übrig, dass während der Streckung der Bacillen zwischen den fertigen Geisseln neue gebildet werden, die die Lücken wieder ergänzen. Es ist nicht gelungen, in den Präparaten solche Entwickelungszustände aufzufinden, weder bei Bacillus subtilis, noch beim Typhusbacillus und dem typhusähnlichen Wasserbacillus. Zwischen den zahlreichen Geisseln, die einen Bacillus bedecken, dürfte es kaum möglich sein, die zarten neuen Geisseln sicher zu erkennen. Bei dem Heubacillus, dessen Schwärmer, sobald die Sporen gebildet sind, seltener werden und in den Kulturen zum grösseren Theil absterben, könnte man im Zweifel sein, ob überhaupt schwärmende Stäbchen durch Theilung neue Schwärmer erzeugen. Es wäre ja denkbar, dass der Bacillus subtilis nur auf einem gewissen Alter, eine bestimmte Zeit nach der Sporenkeimung bewegliche Zustände, Schwärmer bildete, die zur Ausbreitung der Art dienen würden. In der freien Natur, in Jauchepfützen, fauligem Wasser u. s. w. könnte auf diese Weise der Bacillus grosse Flüssigkeitsmengen bevölkern, aus jedem Schwärmer könnte an ihrer Oberfläche ein sporenbildendes Häutchen sich entwickeln. Anders in den beengten, durch höhere Temperatur noch besonders zu überüppiger Entwickelung getriebenen Kulturen im Kochfläschchen oder im Probirröhrchen. Nur der kleinste Theil der Schwärmer wird an die Oberfläche gelangen und hier an dem Aufbau der Kahmhaut theilnehmen. Die meisten Schwärmer müssen zu Grunde gehen. Eine besondere lebhafte Theilung der Schwärmer brauchte gar nicht einzutreten.

Dass aber dennoch Bakterien mit diffusen Geisseln lebhaft sich

vermehren, zeigen der Typhusbacillus, der typhusähnliche Wasserbacillus, deren Sporen noch nicht gefunden sind. Hier muss also der dichte Geisselbesatz bei jeder neuen Theilung durch neue Geisseln immer wieder ergänzt werden.

V. Verhalten der Geisseln bei der Sporenbildung.

Bewegliche Bakterien fahren oft während der Sporenbildung fort zu schwärmen. So beobachtete Prażmowski[1]) bei seinem Vibrio Rugula eine Anzahl lebhaft schwärmender Individuen mit Sporen; desgleichen hören die Bewegungen des Bacillus Megaterium nach de Bary[2]) nicht auf, sondern erlöschen erst, wenn entweder alle Glieder eines Kettchens Sporen gebildet haben oder die sporenfrei gebliebenen abgestorben sind. Besonders schöne Beispiele für das Fortbestehen der Bewegung, sogar noch nach der Sporenreife, hat Klein[3]) bei einigen grösseren Sumpfbakterien, z. B. dem Bacillus Solmsii und dem Bacillus limosus aufgefunden. Die sporenhaltigen Individuen schwärmten mit derselben Lebhaftigkeit umher wie die sporenfreien. Dagegen ist es allgemein bekannt, dass der Bacillus subtilis seine Sporen erst entwickelt, nachdem die Stäbchen an der Oberfläche der Nährflüssigkeit zu ruhenden Ketten ausgewachsen sind.

Die aufgeführten Beobachtungen lassen erkennen, dass die Substanz der Geisseln jedenfalls nicht Antheil an dem Aufbau der Sporen hat und zu diesem Zwecke in die Bakterien eingezogen wird: wiederum ein weiterer Einwand gegen die Vergleichung oder wohl gar Gleichstellung der Geisseln und Pseudopodien. Einige meiner eigenen Beobachtungen sollen die bisherigen Erfahrungen ergänzen.

a) Bacillus subtilis. In vielen Hunderten von Präparaten habe ich nur ein einziges Mal eine grössere Anzahl von Stäbchen gefunden, die reife Sporen enthielten und gleichzeitig noch einige diffuse Geisseln trugen (Taf. III, Fig. 8). Diese Exemplare ent-

---

1) l. c., Untersuchungen, 1880, p. 43.

2) Morphol. u. Biol. der Pilze etc., 1884, p. 502.

3) Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch., VII, p. (61).

stammten einer Reinkultur in Heuinfus, in dem die Sporen für gewöhnlich nur in den bewegungslosen, zur Kahmhaut vereinigten Ketten entstehen. Nicht einer Unregelmässigkeit der Entwickelung, sondern nur einem günstigen Zufall ist die Auffindung der Geisseln und Sporen zugleich tragenden Stäbchen zuzuschreiben. Die Anordnung der noch vorhandenen Geisseln sowohl, als auch die Gestalt der sie tragenden Bacillen lässt erkennen, dass sie nicht etwa bei der Präparation aus dem Kettenverbande herausgerissen worden sind, sondern dass sie als schwärmende Einzelstäbchen die Sporen erzeugt haben. Dies wird jedenfalls nicht so ausnahmsweise geschehen, wie es nach den Präparaten scheint, sondern öfter, wohl in jeder Kultur vereinzelt vorkommen. Die Geisseln werden aber wahrscheinlich, sobald die Sporenbildung beginnt, hinfälliger werden als vorher und deshalb bei der Herstellung des Präparates abreissen oder so stark verquellen, dass ihr Nachweis unmöglich wird.

Nach meinen Erfahrungen muss ich allerdings annehmen, dass die meisten Schwärmer, die nach der Bildung der Kahmhaut noch vorhanden sind, ohne Sporen zu bilden absterben und der bereits im vorigen Capitel beschriebenen langsamen Zersetzung verfallen. In lebendem Zustande habe ich Schwärmer mit Sporen niemals beobachtet.

b) Bacillus Solmsii[1]). Die langen Stäbchen sind vor der Sporenbildung gleichmässig breit (Taf. IV, Fig. 1), schwellen aber später an ihren Polen schwach, aber deutlich an (Taf. IV, Fig. 2, 3). Ohne Abnahme der Bewegung entwickelt sich dann in jedem Ende eine Spore, bis zu deren völliger Reife das Stäbchen ungeschwächt umherschwärmt. Wie die Fig. 3, Taf. IV zeigt, bleiben auch die zahlreichen Geisseln erhalten und nur später, wenn der nicht zur Sporenbildung verwendete Protoplasmarest aus den

1) Diese und andere Sumpfbakterien habe ich regelmässig erhalten, wenn ich Wasserschnecken aus dem Bassin des Leipziger Gartens in siedendem Wasser abbrühte, ihre Leiber aus den Gehäusen herauszog und mit Wasser übergoss. Eine ganze Flora von Bakterien sieht man allmählich sich entwickeln. Der grosse, lebhaft bewegte Bacillus Solmsii, wie es scheint facultativ anaërob, tritt nach einigen Tagen auf. Der als Bac. limosus (II) bezeichnete, wohl anaërobe Bacillus wuchert regelmässig im Innern der noch nicht aufgerissenen Schneckenleiber.

Stäbchen verschwunden ist, sind auch die Geisseln nicht mehr vollzählig vorhanden (Fig. 4). Sie gehen mit der Haut des absterbenden Bacillus zu Grunde. Gelegentlich findet man auch unbewegliche Bacillen mit Sporen. Ob hier die Geisseln bereits abgefallen oder nur in einen Starrezustand übergegangen sind, lässt sich nicht bestimmen, da geissellose Individuen der Präparate nicht vorher schon geissellos gewesen zu sein brauchen.

c) Bacillus limosus (II)[1]. Dieser kräftige, wahrscheinlich anaërobe Sumpfbacillus schwillt bei der Sporenbildung an einem Ende schwach an und hier entsteht die Spore. Niemals fanden sich Individuen, deren beide Enden aufgeschwollen waren. Wie Bacillus Solmsii führt auch dieser Bacillus während der Entwickelung seiner Sporen und auch nach deren Reife lebhafte Schwärmbewegungen aus. Die diffusen Geisseln erleiden durch die Sporenbildung keine Aenderung, sie werden weder eingezogen noch abgeworfen, auch ihre Zahl ist an gewöhnlichen und an sporenhaltigen Stäbchen die gleiche (Fig. 5—7, Taf. IV). Nachdem die Sporen ausgewachsen sind, bleibt immer noch ein protoplasmatischer Wandbeleg übrig, der sich leicht plasmolysiren lässt. Später schwindet auch dieser, in den gebeizten Präparaten entspringen von der schwach gefärbten leeren Haut die ebenfalls nur noch schwach gefärbten, langsam sich auflösenden Geisseln (Taf. IV, Fig. 7). Endlich wird die Spore durch gänzlichen Zerfall der Haut befreit.

d) Clostridium butyricum (Taf. IV, Fig. 8—10) verliert seine schönen Geisselbehänge ebenfalls nicht, sie schmücken noch die spindelförmigen, aufgeschwollenen Stäbchen zur Zeit der Sporenreife.

VI. Verhalten der Geisseln bei der Involution.

Bekanntlich treten in manchen Kulturen unter meistens nicht genauer ermittelten Bedingungen eigenthümlich verunstaltete Individuen auf, die als Involutionsformen bezeichnet werden. Nach

---

1) Vergl. die Anmerkung auf voriger Seite und die systematische Bemerkung im IV. Theil.

Buchner[1]) sollen sie beim Bacillus subtilis am sichersten in solchen Lösungen entstehen, die unverhältnissmässig viel Zucker gegenüber dem Stickstoff enthalten, z. B. 10 % Zucker auf 0,1 % Fleischextract oder 0,1 % Asparagin.

Nach dieser Angabe Buchner's wurde der Heubacillus in einer schwach alkalischen Lösung von 0,1 % Asparagin, 10 % Traubenzucker und 0,5 ‰ der üblichen mineralischen Nährsalze kultivirt. In zwei solchen Kulturen verlief die Entwickelung vollkommen gleichsinnig, erst am fünften Tage traten zahlreiche Involutionsformen auf, nachdem vorher ein normales Wachsthum sich abgespielt hatte. Zwei Tage alt, trug die bei 30° gehaltene, schwach getrübte Kultur eine schöne weisse Haut und enthielt eine Unmenge lebhaft bewegter Stäbchen und unbewegliche Ketten mit eben beginnender Sporenbildung. Keine Spur von Involution war zu sehen. Die Bewegung dauerte auch noch am dritten Tage ungeschwächt an, nahm am vierten Tage etwas ab, am fünften traten dann bereits zahlreiche Involutionsformen zwischen den zum grösseren Theil noch schwärmenden Stäbchen auf. Vollendete Involutionen, die blasig aufgetrieben, birn- oder citronenförmig gestaltet waren, bewegten sich nicht mehr, dagegen schwärmten Stäbchen, die nur durch grössere Dicke von anderen sich unterschieden, aber doch schon als beginnende Involutionsformen aufzufassen waren, noch lebhaft umher. Gebeizte Präparate ergaben, dass die fertigen Involutionsformen keine Geisseln trugen, abgesehen von sehr seltenen Ausnahmen, wo einer oder wenige kaum noch sichtbare Fäden den verunstalteten Bakterien anhafteten.

Die besprochenen Kulturen wurden mehr in der Absicht ausgeführt, die Angabe Buchner's zu prüfen, denn es waren vorher bereits Involutionen in anderen Lösungen, die kein solches Missverhältniss von Kohlenstoff- und Stickstoffnahrung darboten, gefunden worden.

In einer Nährlösung, die 1 % Salmiak, 3 % Traubenzucker und 0,5 ‰ mineralische Salze enthielt und ihre ursprünglich schwach saure Reaction behalten hatte, trat kräftige Involution ein. Hier war aber ein starkes Missverhältniss von Stickstoff

1) In Nägeli, Untersuchungen über niedere Pilze, p. 215.

und Kohlenstoff sicher nicht vorhanden, sie verhielten sich ungefähr wie 1 : 5. Als diese Kultur zwei Tage alt war, fanden sich noch keine Involutionen, die Entwickelung war kräftig, Schwärmer waren häufig, Kettenwuchs herrschte aber vor. Zwei Tage später bestand allgemeine Involution, die beweglichen Bacillen waren verschwunden, Sporenbildung war nicht eingetreten. Eine andere Kultur mit derselben Nährlösung, die aber schwach alkalisch gemacht worden war, unterschied sich am zweiten Tage nur dadurch von der sauer gelassenen, dass mehr Schwärmer und etwas weniger Ketten sich gebildet hatten. Am vierten Tage aber, als die saure Kultur sehr viele unbewegliche Involutionsformen und keine Sporen enthielt, waren in der alkalischen reichliche Mengen von Sporen entstanden und keine Involutionen zu sehen. Hier schien also die Reaction der Nährlösung von Einfluss gewesen zu sein. Weiter wurde diese Frage nicht verfolgt.

Das Verhalten der Geisseln bei der Involution gestaltete sich folgendermassen. In der zweitägigen sauren Kultur mit zahlreichen Schwärmern waren die diffusen Geisseln typisch entwickelt, aber sassen meistens den Bacillen im Präparat nicht mehr an. Bilder, wie das in Fig. 19, Taf. II dargestellte, musste man lange suchen. Die meisten Geisseln waren abgeworfen und lagen zwischen den Bacillen umher, auch zu Ringen eingerollte Geisseln waren häufig. Auch aus der gleichalterigen alkalischen Kultur hergestellte Präparate enthielten viele abgeworfene Geisseln, aber lange nicht soviel wie im anderen Falle. Es war zweifellos in der sauren Kultur bereits eine grössere Empfindlichkeit der Geisseln eingetreten, die während der Herstellung des Präparates ein allgemeines Abwerfen herbeigeführt hatte.

Die Involutionsformen des vierten Tages waren alle vollkommen unbeweglich, Geisseln fehlten ihnen gänzlich (Taf. II, Fig. 20). Auch freie, abgeworfene Geisseln kamen in den Präparaten nicht mehr vor. So nebensächlich diese ganze Beobachtung ist, so ist sie doch ein weiterer Einwand gegen die von van Tieghem vertretene Annahme, dass die Geisseln Auswüchse der Haut sind, die, selbst starr und unbeweglich, gar nicht als Bewegungsorgane wirken. Wäre dies der Fall, dann wäre nicht einzusehen, warum vor der Involution die Geisseln abgeworfen werden. In Lösungen, in denen Involution eintreten wird, fühlen

sich die Bacillen schon vorher unbehaglich, und diese Störung äussert sich auch in einer grösseren Empfindlichkeit der Geisseln. Sie werden, noch ehe die Involution eintritt, abgeworfen und zerfallen dann in kurzer Zeit.

Jedenfalls würde man bei anderen Bakterien auch einmal Involutionsformen mit sitzengebliebenen Geisseln finden, ich vermuthe bei allen denen, welche auch bei der Sporenbildung ihre Geisseln nicht abwerfen. Da der Heubacillus, wenn er überhaupt in den Schwärmern Sporen bildet, die Geisseln meistens abwirft, so wäre ihr Schicksal bei der Involution nicht besonders auffällig, wenn nicht die früher geschilderten Auflösungsbilder ein entgegengesetztes Verhalten der Geisseln zeigten. Sie bleiben dort oft bis zuletzt übrig, nachdem der ganze Körper des Bacillus bis auf einige winzige Körnchen sich zersetzt hat. Es muss weiteren Untersuchungen überlassen werden, diese scheinbaren Widersprüche zu lösen.

Bei Bacterium vernicosum erzielte Zopf[1]) regelmässig mächtig aufgeschwollene Involutionsformen bei einem Zusatz von 8% Chormagnesium, 10% Dikaliumphosphat zu der 1% Pepton, 5% Zucker, ½% Fleischextract enthaltenden Lösung. Hier war also die Concentration der Lösung, ihr osmotischer Werth die Ursache der Involution. Es stellt sich somit heraus, dass verschiedene Umstände diese Erscheinung hervorrufen können. Auf das Verhalten der Geisseln geht Zopf nicht ein.

Nebenbei möchte ich an dieser Stelle auf eine Beobachtung hinweisen, die über die Natur der Bakteroïden in den Leguminosenknöllchen Aufschluss zu geben geeignet ist. Am wahrscheinlichsten ist es ja, dass die verunstalteten Bakteroïden ebenfalls Involutionsformen sind, die aus den Knöllchenbakterien unter der Einwirkung der Leguminosen entstehen. Eine solche Deutung hat auch Prażmowski[2]) gegeben. Für die eigenartig dreischenkeligen Bakteroïden der Erbse und anderer konnte Manchem diese Ansicht vielleicht bedenklich erscheinen, da so gestaltete

1) Beiträge z. Physiol. u. Morph. niederer Organismen, I, p. 65, 92.
2) Landwirthschaftl. Versuchsstation, 1890, XXXVII, p. 205.

Involutionsformen, trotz aller Missgestalten, die man unter ihnen schon gesehen hatte, noch nicht bekannt sind.

Der typhusähnliche Wasserbacillus, der in dieser Arbeit öfter genannt wird, war in Heuinfus mit 4 % Salmiak theilweise involvirt und in bakteroïdenartige, oft deutlich dreiarmige Formen umgestaltet (Taf. III, Fig. 14). Es dürfte sich vielleicht empfehlen, die Züchtung solcher bakteroïdenartiger Involutionen des typhusähnlichen Wasserbacillus einmal rationell zu betreiben. Hier sollte nur auf die zufällig beobachtete Erscheinung hingewiesen werden.

VII. Entstehung von Zöpfen.

In Blutserumkulturen des Rauschbrandbacillus hat Löffler[1]) höchst eigenthümliche zopfartige Bildungen gefunden, die aus einer Unmenge zusammengedrehter und geschraubter Geisseln zu bestehen schienen. Die Grösse dieser auch im ungefärbten Präparat sichtbaren Zöpfe schwankte zwischen solchen, die eben noch als feine Spiralen erkennbar waren, und solchen, die 6—7-mal so lang und an ihren dicksten Stellen 2—3 mal so breit wie die Bacillen selbst waren. In Gelatinekulturen des Rauschbrandes fand Löffler keine Zöpfe, ebenso fehlten sie in Serumkulturen anderer Bakterien mit diffusen, also zahlreichen Geisseln, z. B. des Typhusbacillus, blauer Milch, typhusähnlichen Bacillen.

Die Entstehung dieser eigenthümlichen Zöpfe möchte Löffler so erklären, dass sie zunächst an den Bacillen selbst sich bilden durch Zusammendrehung zahlreicher Geisseln und dann sich erst ablösen, um später frei zwischen den Bacillen zu liegen. Da der Rauschbrandbacillus wohl nicht mehr Geisseln trägt als der Typhusbacillus, so ist es zunächst nicht möglich, dass eine so grosse Zahl von Geisseln, die zur Bildung der dickeren und dicksten Zöpfe nöthig sind, nur von einem Bacillus stammen. An der Zusammensetzung der Zöpfe müssen sich, meiner Ansicht nach, die Geisseln verschiedener Bacillen betheiligen.

Einen zweiten Fall solcher „zusammengesetzter Geisseln“ hat

1) l. c., Bakt. Centralbl., VII, p. 636, Taf. III, Fig. 5 u. 6.

Sakharoff[1]) an einem aus Cholerastühlen isolirten Bacillus mit diffusen Geisseln, dem Bacillus asiaticus des Autors, beschrieben. Die Zöpfe traten in der verflüssigten Gelatine schon 24 bis 36 Stunden nach der Aussaat oft massenhaft auf, waren selbst bewegungslos, zeigten eine schöne spiralige Drehung und hatten sehr verschiedene Grösse. Sakharoff nimmt an, dass die Geisseln mehrerer Bacillen zu den Zöpfen sich zusammendrehen und zusammenschrauben. Er beobachtete in sehr jungen Kulturen kleinere und grössere Häufchen von Bacillen, die mit ihren Geisseln zusammenzuhängen schienen und sich nicht von einander trennen konnten. Die Geisseln verflechten und verschrauben sich dabei miteinander zu den Zöpfen, die später abfallen und so schliesslich frei zwischen die Bacillen zu liegen kommen. Dass wirklich auf die von Sakharoff geschilderte Art und Weise Zöpfe entstehen, mag mein Photogramm 6, Taf. V veranschaulichen, das ein Präparat aus einer Agarkultur des Bacillus subtilis darstellt. Man sieht in der Mitte einige undeutliche Bacillenkörper, von denen nach allen Seiten feine Geisseln, dünne und dicke Zöpfe ausstrahlen. Die undeutlichen Bacillenreste in der Mitte lassen nicht erkennen, wieviel Individuen hier beisammenlagen und durch Verflechtung ihrer Geisseln die Zöpfe entstehen liessen. In demselben Präparat fanden sich noch mehrere Zöpfe und Zöpfchen, die hier meistens von kleinen Häufchen von Bacillen ausgingen.

Ganz zarte und dünne Zöpfe können auch schon von den Geisseln eines Bacillus geliefert werden (Fig. 11, Taf. II Bac. subtilis). Es bleibt aber noch eine andere Entstehungsweise der Zöpfe übrig, die wohl am häufigsten vorkommt. Sie soll nach Beobachtungen am Bacillus subtilis besprochen werden.

In Nährlösungen von 3 % Pepton, 1 % Traubenzucker, 0,5 % Liebig's Extract, denen 4 oder 5 % Chlorammonium zugesetzt sind, werden vom Heubacillus sehr oft zahlreiche Zöpfe der verschiedensten Grösse gebildet. Freilich kann man nicht mit Gewissheit auf das Erscheinen der Zöpfe rechnen. Von 39 solchen Kulturen enthielten 23 Zöpfe, bald in grosser Menge, bald weniger zahlreich. In den anderen 16 Kulturen wurden

1) Annales de l'Instit. Pasteur, 1893, VII, p. 550, Taf. IX.

keine Zöpfe gefunden, ganz werden sie auch wohl hier nicht gefehlt haben.

Die stets unbeweglichen Zöpfe wird man nicht vor dem vierten Kulturtage erwarten dürfen, ihre Bildung kann sich auch noch weiter verzögern, so dass man die Kulturen zwölf Tage lang unter Controle halten muss. Der Zusatz von 4 oder 5 % Salmiak wirkt nur mittelbar bei der Entstehung der Zöpfe mit und zwar dadurch, dass er eine bestimmte Art der Hautbildung herbeiführt. Ungefähr isotonische Zusätze anderer Neutralsalze, z. B. 8 % Kalisalpeter oder 4,5 % Kochsalz, geben der Haut eine andere, die Zopfbildung nicht begünstigende Beschaffenheit und lieferten deshalb in einigen Controlkulturen keine Zöpfe.

Ihre Entstehung in der salmiakhaltigen Nährlösung beruht darauf, dass auf der dicken, grubig-runzeligen Haut, die am zweiten Kulturtage die Flüssigkeit bedeckt und zunächst vollkommen trocken ist, später kleinere oder grössere Tröpfchen der Nährlösung sich ansammeln und hier bei reichster Luftzufuhr eine üppige Entwickelung der Bacillen gestatten. Wenn, was zuweilen vorkommt, nicht von selbst auf der Haut die Tröpfchen erscheinen, dann kann man sie leicht dadurch erzeugen, dass man das Reagensröhrchen etwas neigt und nun durch einen Ruck etwas Flüssigkeit auf die Haut schleudert, die beim Aufrichten des Röhrchens wieder ihre alte Lage einnimmt und nun mit etwas Nährlösung bedeckt ist.

In diesen Hauttröpfchen entwickelt sich gewissermassen auf der ersten Kultur eine zweite, die unter ganz bestimmten Bedingungen steht. Einmal die schon erwähnte reiche Luftzufuhr, die die Bewegung zu grosser Lebhaftigkeit steigert, zweitens ein kleines Volumen gut nährender Lösung, dem fortwährend neue Nährstoffe als Ersatz für die verbrauchten aus der unter der Bakterienhaut befindlichen Nährlösung zuströmen. Unter diesen Bedingungen ist es nicht zu verwundern, dass in den Tröpfchen das üppigste Wachsthum stattfindet. Die Tröpfchen werden in ein bis zwei Tagen milchig trüb und wimmeln von Einzelbakterien und kurzen Kettchen, die so lebhaft bewegt sind und so dicht sich drängen, wie man es sonst nur in Belegen von Agar sieht. Es ist vollkommen verständlich, dass die einzelnen Individuen bei dem ununterbrochenen Stossen und Drängen sich mit ihren

zahlreichen Geisseln verfangen müssen und nur unter Preisgabe einer oder mehrerer sich von einander befreien können. So entstehen zunächst feine und zarte, theils den Bakterien anhaftende, theils freie Zöpfe, die von dem Strudel mit herumgewirbelt werden. Die Geisseln anderer Bakterien werden sich mit den kleinen Zöpfen verwickeln und an ihnen haften bleiben, wenn der Bacillus durch die frei gebliebenen, noch schlagenden Geisseln sich losreisst. So geht es fort, es entstehen die grösseren und grössten Zöpfe, die wahre Riesenbildungen werden können. Eine solche gegenseitige Störung aneinander vorbeischwimmender Organismen habe ich auch an den Geisseln einer Flagellate, der Polytoma Uvella vor Kurzem geschildert[1]). Dort werden zwar keine Zöpfe erzeugt, die Bruchstücke und Fetzen der dünnen Peitschenschnur bilden aber höchst merkwürdige, an Spirillen erinnernde Behänge an dem massiven unteren Theil der Geissel.

Die Vergrösserung der Zöpfe könnte aber auch noch auf einer anderen Eigenschaft der Geisseln beruhen, nämlich der, dass sie, nach der Ablösung von dem sie tragenden Organismus, noch kurze Zeit, vielleicht $^1/_2$—2 oder 3 Minuten, beweglich blieben, Zusammenziehungen und auch schraubende Fortbewegungen ausführen könnten. An den unsichtbaren Bakteriengeisseln kann man freilich diese Erscheinung nicht feststellen; sie wurde aber von Bütschli, Klebs und mir[2]) an den Geisseln einiger Flagellaten beobachtet.

Die volle Uebereinstimmung, welche die Bewegungsorgane dieser Organismen mit denen der Bakterien aufweisen, gestattet die Annahme, dass auch bei den letzteren abgerissene oder abgeworfene Geisseln noch sehr kurze Zeit Eigenbewegung besitzen werden. Mit ihrer Hilfe können einzelne, aus anderen Gründen abgeworfene Geisseln ebenfalls zur Vergrösserung vorhanden oder zur Bildung neuer Zöpfe beitragen, indem sie sich nach Art der Spirochaeten oder Spirulinen untrennbar in einander schrauben.

Eine Schwierigkeit bietet noch die regelmässige Gestalt der Zöpfe, sie sind gleichmässig dick und spitzen sich nach beiden

---

1) Diese Jahrbücher, XXVI, p. 198, Taf. XII, Fig. 15, 24.

2) Vergl. die Zusammenstellung in diesen Jahrb., XXVI.

Enden fein zu, der ganze Zopf erscheint spiralig gedreht (Taf. III, Fig. 9). Zuweilen findet man auch längsgespaltene Zöpfe mit unregelmässigem Bau. Die typische Gestalt dürfte sich vielleicht folgendermassen erklären lassen. Wenn ein oder einige Geisseln sich um einen schon vorhandenen Zopf herumgeschlungen haben, so werden sie durch die fortdauernden Bewegungen und Losreissungsversuche des Bacillus längs des glatten Zopfes fortgezogen werden, reissen sie bald ab, so tragen sie zur Verdickung des mittleren Zopftheiles bei, reissen sie aber erst ab, wenn sie bis an das Ende des Zopfes gezerrt worden sind, so müssen sie natürlich als feinstes, spitziges Ende des Zopfes zurückbleiben. Wiederholt sich dieser Vorgang öfter, werden immer neue Geisseln um das zunächst dünne Ende des Zopfes geflochten, so wird diese Stelle dicker werden, das dünne Ende des Zopfes weiter vorrücken. So scheint Längen- und Dickenzunahme der Zöpfe auch deren regelmässige Gestalt zu erklären. Auch die Eigenbewegung abgerissener Geisseln, die sich loszuschrauben bestrebt sind, würde die Verjüngung der Zopfenden herbeizuführen geeignet sein. Wieviele Geisseln in einem dicken Zopfe zusammengedreht sind, lässt sich nicht ermitteln, da der frische Zopf vollkommen homogen erscheint und auch nach der Färbung, wenn diese zufällig gelingt, die einzelnen Geisseln nicht mehr erkennbar sind. Ihre Substanz unterliegt nach der Ablösung vom Bacillus sehr leicht der Verquellung, wie im dritten Capitel dieses Theiles gezeigt worden. Die Zöpfe sind demnach verflochtene, mehr oder weniger verquollene Geisseln.

Wie bereits Sakharoff erwähnt hat, gelingt die Färbung der Zöpfe mit Löffler's Methode nicht oder doch nicht sicher; dass sie zuweilen glückt, folgt ja schon aus den Bildern Löffler's und dem von mir beigefügten Photogramm (Taf. V, Fig. 6). Das häufige Missglücken der Zopffärbung liegt nicht daran, dass diese Bildungen überhaupt keine Farbe aufzunehmen vermögen, sondern an etwas anderem. Sie verquellen nämlich in Wasser sehr leicht, werden ganz unkenntlich und erscheinen auch, wenn die Verdünnung eine grössere war, in trockenen Ausstrichpräparaten nicht wieder. Eine geringere Verdünnung, z. B. eine Oese Kulturflüssigkeit mit einer Oese Wasser verändert die Zöpfe nicht, sie sind auch nach dem Eintrocknen zu sehen und werden beim Auf-

weichen mit wenig Wasser nicht unkenntlich. Da man nun aber zur Vermeidung von Niederschlägen peptonreiche Lösungen für die Löffler'sche Methode sehr stark verdünnen muss, so ist es nicht zu verwundern, dass die Zöpfe verschwinden.

In den Kulturen bilden sich auch zuweilen vereinzelte Zöpfe in der trüben Flüssigkeitszone unter der Haut, besonders dann, wenn die Trübung eine sehr starke, das Durcheinanderwimmeln der Bakterien auch hier ein besonders lebhaftes ist.

Die Leichtigkeit, mit der man sich Zöpfe in grossen Mengen verschaffen kann, gestattete noch einige weitere Beobachtungen anzustellen. In den Kulturen werden die Zöpfe nur sehr langsam aufgelöst, in 190 Tage alten Kulturen waren sie in dem aus freien Sporen und abgestorbenen Bacillen bestehenden Bodensatz so häufig, dass ein Tröpfchen davon viele Hunderte von allen Grössen enthielt. Verdünnt man mit dem 4—10fachen Volumen Wasser, so verschwinden die Zöpfe, sie verquellen. Es wurden noch einige andere Stoffe geprüft, um vielleicht ein geeignetes Fixirungsmittel zu finden. Eine Oese des zopfreichen Schlammes einer alten Kultur wurde mit einer Oese der betreffenden Lösung vermischt. Dabei ergab sich, dass in $^1/_{100}$ concentrirter Schwefelsäure, dreiprocentiger Carbolsäure, concentrirter Eisenvitriollösung und Essigsäure die Zöpfe sofort unsichtbar werden, sie waren sogleich nach dem Vermischen nicht mehr zu sehen. Dagegen erhalten sie sich sehr schön in $^1/_2$% Chromsäure, in der sie auch nach 1$^1/_2$ Stunden noch unverändert waren; 5% Chromsäure ruft sogleich Verkrümmungen und Contractionen der Zöpfe hervor, die ihre zierlichen Formen verlieren und auch nicht wieder bekommen.

Pikrinsäure, 0,5%, bewirkt sofort eine schwache Verquellung, die Zöpfe werden matter, die spiralige Drehung verwischt sich. Osmiumsäure, 1%, stört das Aussehen der Zöpfe zunächst nicht, fixirt sie aber auch nicht, denn nach 16 Stunden war kein einziger Zopf mehr zu sehen. In Jodjodkaliumlösung färben sich die Zöpfe, so wie es für die sie zusammensetzenden Geisseln wenigstens anzunehmen ist, deutlich gelb und verquellen dabei von aussen nach innen langsam. Nach diesen nicht sehr ermuthigenden Vorversuchen habe ich es aufgegeben, ein geeignetes Fixirungsmittel für Zöpfe zu ersinnen, da die ganze Frage ja nur nebensächliche Bedeutung hat.

Enden fei
Fig. 9).
unregelm
folgende
sich um
so werd
reissung
gezogen
dickun
wenn
müsse
zurück
neue
so wi
weit
Zöp
Eig
best
zuf
zus
Zo
w
k
B
T

gaben überzeugt hatte, dass wirklich Fadenstücke und Glieder als schwärmende Zustände sich ablösen, kam es mir hier auf die Geisseln und das Verhalten der Scheide an. Beide Fragen konnten an schön gelungenen Beizpräparaten gelöst werden.

Die drei Fig. 13, 14, 16, Taf. I sollen zunächst das verschiedene Verhalten der Scheide veranschaulichen. Ueber diesen Punkt vermisse ich in Zopf's Arbeit näheren Aufschluss, er sagt nur[1]), dass später sich ablösende spiralige Fadenstücke mit ihrer Basis noch in der Scheide steckten. Dass die immerhin dicke Scheide bei der Ablösung zerbrechen würde, war ja nicht recht wahrscheinlich, die sich abgliedernden Stücke selbst mussten demnach wohl scheidenlos sein.

Die sich ablösenden einzelnen Glieder oder Gliederketten werden entweder durch eine Auflösung und Zersetzung der Scheide aus ihr (Fig. 14, 16) befreit oder wandern selbstständig aus ihr heraus. In unserer Fig. 14 sind an dem, zahlreiche Schwärmer abgliedernden rechten Aste überall noch die Reste der sich zersetzenden Scheide deutlich sichtbar. An dem anderen, nur einen Schwärmer tragenden linken Aste wird die Scheide bereits vor der Spitze undeutlich. Die Fig. 16 stellt ein sehr schönes Stadium dar. Aus der Scheide ragt eine aus zwölf Gliedern aufgebaute Kette hervor, die vielleicht als Ganzes, vielleicht in einzelne grössere Stücke oder in ihre Glieder aufgelöst, später sich abgetrennt haben würde. Auf alle Fälle würden auch hier alle die verschieden langen Schwärmzustände unbescheidet gewesen sein.

Aus dem Bilde ist freilich nicht mit Sicherheit zu ersehen, in welcher Weise das zwölfgliedrige Ende des Fadens von der Scheide befreit wurde, ob durch Zersetzung dieser oder durch Hervorschiebung einer grösseren Gliederreihe aus der Scheide. Ihr sehr schwach gefärbtes Ende zeigte deutlich Spuren des Zerfalles, so dass es ja nicht unmöglich wäre, dass der übrige, das Ende des Fadens umhüllende Theil der Scheide bereits vollständig aufgelöst war. Dass wirklich solche Veränderungen der Scheide eintreten, beweist ja die bereits besprochene Fig. 14, Taf. I, die die Befreiung der Schwärmer durch die Auflösung der Scheide deutlich erkennen lässt.

---

1) l. c., p. 10.

Umgekehrt ersieht man aus Fig. 13, Taf. I, dass die Scheide auch langsamer zerfallen kann als die Bildung der Schwärmer fortschreitet, so dass diese aus der Scheide herauswandern müssen. Hier steckt das mit deutlichen Geisseln ausgestattete Endglied des Fadens noch tief in der nach ihrem Ende zu mehr und mehr desorganisirten Scheide.

Anders als nach Zopf's Beschreibung zu erwarten, sind die Geisseln angeordnet. Sie entspringen nicht an den Polen, sondern an einer der Längsseiten der cylindrischen Schwärmer. Diese Anordnung lässt sich leicht verstehen, wenn man mit Zopf sich überlegt, dass an den Polen der aneinanderstossenden, noch zusammenhängenden Glieder kein Raum für die Geisseln vorhanden ist. Während nun aber Zopf, wie schon erwähnt, hieraus weiter folgert, dass die Geisseln während oder nach der Loslösung der Glieder augenblicklich hervorgestreckt werden, zeigen unsere Bilder, dass eine so ungewöhnliche Schnelligkeit der Geisselentwickelung auch hier nicht zu bestehen braucht. Da zwischen den Fadengliedern und der sich auflockernden Scheide Platz genug vorhanden ist, so können die Geisseln sich bereits entwickeln, noch ehe die Abtrennung erfolgt.

Jedes der als Schwärmer sich ablösenden Fadenglieder, die mit Winogradsky als Gonidien, ihrer Form nach als Cylindergonidien bezeichnet werden sollen, trägt seitlich einen Büschel von 8—12 an einem Punkt entspringender Geisseln. Diese sind sehr oft, wie z. B. auch bei Spirillen, zu einem einzigen dicken Faden zusammengedreht, so dass auch in den Bildern an vielen nur eine dicke Geissel zu sitzen scheint. In Fig. 14 u. 15 findet man auch mehrere Gonidien, deren einzelne Geisseln schön sichtbar sind. Ihre Ursprungsstelle ist nicht näher bestimmt, bald liegt sie der Spitze, bald der Basis des Fadens näher, immer aber an einer der Längsseiten.

Mehr als ein Geisselbüschel scheint nicht vorzukommen, denn die beiden, einen solchen Anschein erweckenden Fälle in unseren Figuren erklären sich anders. Das in Fig. 14 quer zur Längsachse des Fadens verschobene Glied mit je einem Geisselbüschel nahe jedem Pole hätte sehr wohl noch eine Quertheilung erfahren können, ohne dass davon schon etwas sichtbar gewesen wäre. Das Endglied in Fig. 16 scheint ebenfalls zwei

Büschel zu tragen, jedoch glaube ich, dass der untere Büschel zum nächsten Gliede gehört, aber an dessen unterer Längsfläche entspringend zunächst nach oben verbogen ist und unter dem obersten Gliede erst sichtbar hervortritt.

Die Zahl und Grösse der Geisseln schwankt, so wie bei Spirillen. Ausser einigen, vielleicht 5—8 Hauptgeisseln von annähernd gleicher Länge finden sich oft noch einige kürzere Nebengeisseln.

Die von mir beobachteten Gonidien waren immer cylindrisch, von derselben Gestalt wie die den Faden zusammensetzenden Glieder. Eine Ausnahme scheint in Fig. 14 die eine links gelegene, kurz ellipsoidische Gonidie zu machen. Ob hier wirklich eine Kugelgonidie vorliegt oder ob nur eine cylindrische Gonidie im optischen Querschnitt sich präsentirt, vermochte ich nicht sicher zu entscheiden. Da nach Zopf und Winogradsky auch Kugelgonidien gebildet werden, so würde das Vorkommen solcher ja nicht zu überraschen brauchen. In meinen Präparaten habe ich andere mit Sicherheit als Kugelgonidien erkennbare Bildungen nicht gesehen.

Ich verzichte darauf, näher auf die Entwickelung der Cladothrix und die Function der Cylindergonidien hier einzugehen, da ich ausgedehntere eigene Untersuchungen nicht angestellt habe. Nur soviel sei noch erwähnt, dass in den Präparaten auch abgelöste freie Gonidien lagen, die durch die seitliche Anordnung des Geisselbüschels sofort als solche zu erkennen waren.

IX. Bau und Natur der Geisseln.

Schon im dritten Capitel des zweiten Theiles wurde festgestellt, dass die Schwärmbewegung der Bakterien durch die Geisseln, die bei allen beweglichen Bakterien nachgewiesen werden konnten, vermittelt wird, dass eine andere Ansicht, welche in den Contractionen des Protoplasten die Ursache der Bewegung suchen möchte, schon durch deren Fortbestehen während der Plasmolyse widerlegt ist. Diese Erscheinung setzt voraus, dass die Geisseln nicht eingezogen werden, was auch durch geeignete Präparate bestätigt werden konnte. Aber auch in stärkeren Salzlösungen

beruht das Erlöschen der Bewegung nicht darauf, dass die Geisseln eingezogen werden, sondern darauf, dass sie in einen Starrezustand verfallen, aus dem sie wieder erweckt werden können. Alle diese und noch einige andere im dritten Capitel des zweiten Theiles zusammengestellte Thatsachen sprechen gegen die von Zopf[1]), Trenkmann[2]) und Anderen vertretene Ansicht, dass die Geisseln feine Fortsätze des Protoplastes seien, die durch Löcher in der Membran hervorgestreckt und unter Umständen wieder eingezogen werden können. Aus der Morphologie der Geisseln sind zahlreiche andere Erscheinungen, die dieser Auffassung entgegenstehen, hinzuzufügen. Niemals werden die Geisseln eingezogen, weder unter der nachtheiligen Einwirkung der Präparation, noch bei der Sporenbildung und Involution; die Entwickelung der Geisseln besteht nicht in einem augenblicklichen Hervorstrecken protoplasmatischer Fäden, sondern in einem, zwar schnellen, aber immerhin allmählichen Hervorwachsen.

Kurz die Geisseln der Bakterien sind nicht den Pseudopodien zu vergleichen, sondern mit den Geisseln der Flagellaten, den Cilien der Infusorien. Damit ist schon gesagt, dass auch die Geisseln der Bakterien contractil und beweglich sein und einen entsprechenden feineren Bau besitzen müssen.

Eine eigenartige Ansicht über geisselähnliche Anhängsel eines Buttersäurebacillus hat vor 15 Jahren van Tieghem[3]) aufgestellt: sie sollen Erzeugnisse der gallertigen Membran sein und dadurch entstehen, dass die verquollene Wandsubstanz bei der Trennung zweier Stäbchen von einander in einen Faden ausgezogen wird, der schliesslich in der Mitte oder an einem Ende zerreist. Auf diese Weise würde dann entweder jedes oder nur eines der davon eilenden Stäbchen ein solches Gallertfädchen mitschleppen. Ihrer Abstammung gemäss sollen diese „Scheingeisseln" unbeweglich sein. Die Schwärmbewegung der Bakterien führt van Tieghem auf Contractionen des Protoplastes zurück.

---

1) Zur Morphologie der Spaltpflanzen, 1882, p. 7 und Spaltpilze, 3. Aufl., 1885, p. 17.

2) Bakt. Centralbl., VIII, p. 389.

3) Sur les prétendus cils des Bactéries, Bullet. soc. bot. de France, 1879, p. 37.

Die Substanz der Gallertfäden soll, wegen ihres Verhaltens gegenüber Anilinfarben und Kupferoxydammoniak, ein stickstofffreies Umwandelungsproduct der Cellulose sein. Die vorläufige Mittheilung van Tieghem's, der keine ausführliche Arbeit gefolgt ist, lässt soviel zweifellos erkennen, dass er echte Geisseln überhaupt nicht vor sich hatte.

Schon die im vierten Capitel geschilderte Entwickelung der Geisseln von Bacillus subtilis und Spirillum lehrt, dass sie nicht derartige natürliche Kunstproducte sind, wie van Tieghem vermuthet, sondern dass sie so an der freien Oberfläche hervorwachsen, wie für solche Anhangsorgane zu erwarten war.

Im Anschluss an die Bemerkung van Tieghem's, die keiner weiteren Widerlegung bedarf, konnte aber die Vermuthung auftauchen, dass die Geisseln fädige, selbst unbewegliche Fortsätze der Haut seien. Die Beobachtung lebender Chromatien widerlegt auch diese Annahme: genau wie bei den Flagellaten schwingt auch hier die Geissel, bald ist sie gerade ausgestreckt, bald gekrümmt und gebogen. Aber auch die unsichtbaren Geisseln der kleinen Bakterien können sich nicht anders verhalten, wie ihre Einrollung, ihr verschiedenes Aussehen in den gefärbten Präparaten beweist. In verschiedenen Phasen der Contraction und Schwingung sind die Geisseln festgetrocknet, bald gerade gestreckt, bald schwach, bald stark wellig gebogen (Taf. III, Fig. 2).

Eigene Beweglichkeit und Contractilität muss also auch den winzigen Geisseln der Bakterien zuerkannt werden. Aber auch noch andere Erscheinungen, als die schon genannten, offenbaren das Belebtsein der Geisselsubstanz. Wenn ihr kein selbstständiges Leben innewohnte, dann würde es nicht möglich sein, die Geisseln zu tödten und sie der Eigenschaften zu berauben, die sie gegenüber der Haut auszeichnen. Niemals wird man an dieser eine Verquellung in Folge der Präparation beobachten können und dort, wo die Membran quellbar ist, d. h. bei der Zoogloenbildung behält sie diese Eigenschaft auch nach der Tödtung. Ebenso kann die Quellungsfähigkeit von Algenzellhäuten, von Stärkekörnern nicht wie bei den Flagellatengeisseln durch Jodlösung, schwache Säure, siedendes Wasser vernichtet werden. Auf pag. 97 dieser Arbeit sind die Versuche mit Polytoma und Euglena schon besprochen, einige Erfahrungen an Bakterien sind

hier hinzuzufügen. Typhusbacillen, die durch zehn Minuten langes Erhitzen auf 60° getödtet worden waren, trugen auch nach drei Tagen noch ihre üppigen Geisselbehänge. Die im dritten Capitel dieses Theiles beschriebene langsame Zersetzung abgestorbener Bakterien zeigt gleichfalls, dass mit dem Tod der Zellen auch der Tod der Geisseln eingetreten ist und diese dadurch ihre Quellbarkeit, ihre schnelle Zersetzbarkeit verloren haben.

Leblose Fortsätze der Haut können demnach die Geisseln nicht sein, und doch erweckt die morphologische Untersuchung zuweilen den Eindruck, als ob diese lebendigen Fädchen unmittelbar der Haut entsprängen und nicht mit dem Protoplasten zusammenhingen. So sah Bütschli[1]), dass die Geissel zerdrückter Chromatien von der Membran ausging und auch dort, wo der Inhalt unverletzter Individuen von der Wand zurückgewichen war, bestand kein Zusammenhang zwischen ihm und der Geissel. Nach den Abbildungen zu schliessen (l. c. Fig. 2a, 6b, 7) hat Bütschli dasselbe Verhalten bei Ophidomonas jenensis, Spirillum Undula und einer halbkreisförmigen Sumpfbakterie gleichfalls vorgefunden. Auch bei der Plasmolyse von Bakterien geschieht es zuweilen, dass der Inhalt sich ganz von der Ansatzstelle der Geisseln zurückzieht, diese scheinen dann aus der Membran allein zu entspringen (Taf. III, Fig. 18b Bac. fluorescens longus; Taf. III, Fig. 16 Typhus etc.). Meistens freilich bleibt, wie schon im II. Theil ausführlich geschildert wurde, ein Restchen des Protoplastes an der Geisselbasis hängen. Wie fest hier die Verbindung zwischen den Geisseln und dem Protoplasma ist, lehrt besonders die auf p. 43 besprochene schwache Präparations-Plasmolyse von Spirillum Undula (Taf. I, Fig. 9). Es unterliegt demnach keinem Zweifel, dass die Geisseln, obgleich sie oft ganz frei der Haut aufzusitzen scheinen, doch noch mit dem Protoplasten auch morphologisch durch die Haut hindurch zusammenhängen. Nur ist der Verbindungskanal so eng, dass die fertige Geissel nicht mehr durch ihn zurückgezogen werden kann; bei gewaltsamer Contraction des Protoplasten durch Plasmolyse, beim Zerdrücken der Zelle wird die Verbindung unterbrochen, die Geissel scheint keinen morphologischen Zusammen-

---

1) Bau der Bakt., p. 8.

hang mit dem Protoplasten zu haben. Trotzdem ist sie ein mit besonderen Eigenschaften ausgestatteter Theil desselben, der bei der Entwickelung langsam durch die Haut hervorgeschoben wird.

Eine Umschau in der Literatur zeigt, dass über den Zusammenhang von Geisseln und Cilien mit der Haut und dem Inhalt morphologisch auch für Flagellaten und Infusorien wenig bekannt ist. So vermag Klebs[1]) über die Anheftungsart der Geissel von Euglena keine genaue Angabe zu machen. Bütschli[2]) bezeichnet die Geisseln der Flagellaten als ectoplasmatische Bildungen, die unmittelbar von der äusseren Plasmaschicht entspringen, niemals tiefer in den Körper sich fortsetzen. Derselbe Autor erwähnt[3]), dass die Cilien der Infusorien nicht durch die Pellicula (Haut) hindurchgesteckt werden, sondern Theile dieser sind, dass bei künstlicher Ablösung der Pellicula die Cilien nicht dem schrumpfenden Körperplasma folgen, sondern auf der Haut sitzen bleiben. Ob auch hier, so wie bei der Plasmolyse der Bakterien, oft kleinere und kleinste Reste am Grunde der Cilien hängen bleiben, scheint nicht beachtet worden zu sein.

Auch an den Härchen der Flimmerepithelien vermochte Engelmann[4]), trotz gegentheiliger Versicherungen Anderer, keine Fortsetzung durch die Deckelschicht, keinen unmittelbaren Zusammenhang mit dem Protoplasma zu erkennen. Engelmann hebt mit Recht hervor, dass eine solche morphologische Verbindung für eine Zusammenwirkung zwischen den Flimmern und dem Inhalt nicht nothwendig ist, dass die Berührung genügen müsse. Die Schwärmsporen der Algen und Pilze, als nackte Zellen, kommen für einen Vergleich nicht in Betracht.

Ueberall, wo umhüllte Zellen mit schwingenden Bewegungsorganen ausgestattet sind, zeigt sich somit das gleiche Verhalten: bei den Bakterien, den Infusorien, Flagellaten und Flimmerepithelien. Nur scheint mir eine erneute Untersuchung wichtig, um zu sehen, ob bei Flagellaten und Infusorien nicht ebenfalls an der Anheftungsstelle der Geisseln kleine Protoplasmatheilchen

1) Untersuchungen aus d. bot. Instit. Tübingen, I, p. 255.

2) Protozoën, II, in Bronn's Klassen etc., p. 672.

3) Protozoën, III, p. 1325.

4) Vergl. Engelmann, Protoplasmabewegung, in Herrmann's Handbuch der Physiol., I, Theil I, 1.

besonders fest haften und so auch morphologisch die Wechselbeziehungen zwischen Geisseln und Inhalt veranschaulichen.

Eine feinere äussere Gliederung, ähnlich wie bei den Flagellaten[1]), konnte auch bei der grossen Geissel von Chromatium Okenii nicht entdeckt werden. Selbst in ausgezeichnet gebeizten Präparaten war nur ein homogener, nach der Spitze deutlich sich verjüngender Faden zu sehen, ohne irgend welche Anhänge, ohne irgend welche innere Structur (Taf. I, Fig. 12). An den viel zarteren Geisseln aller anderen Bakterien war erst recht kein feinerer Bau wahrzunehmen. Die Geisseln sind homogene Fädchen, die nach dem Ende nicht dünner werden. Nur einige Male waren sie nicht homogen, sondern in eine Reihe kleiner, gefärbter Körnchen aufgelöst (Taf. III, Fig. 19); eine Zersetzungserscheinung gleich der, die ich früher für Flagellatengeisseln beschrieben habe. Auch die auf pag. 96 geschilderten Verquellungszustände abgeworfener Geisseln (Taf. II, Fig. 18) wolle man nicht für mehr halten, als sie sind.

Als Resultat dieses Capitels ergiebt sich, dass die Geisseln der Bakterien, genau wie die Geisseln der Flagellaten, die Cilien der Infusorien, die Härchen der Flimmerepithelien, zwar Theile des Protoplasten sind, mit diesem aber in keinem engen morphologischen Zusammenhang stehen und auch physiologisch ziemlich selbstständig sind. Die Fähigkeit der Bewegung und Contraction wohnt den Geisseln selbst inne, ebenso eine gewisse Reizbarkeit, die bald eine Beschleunigung der Bewegung, bald einen Starrezustand herbeiführt. Gleichwohl sind die Geisseln nicht vollständig unabhängig vom Protoplasten, ohne dessen Berührung die Bewegung bald erlischt. Selbst ein gewisser morphologischer Zusammenhang dürfte nach den plasmolytischen Versuchen nicht ganz ausgeschlossen sein.

Leblose Fortsätze der Haut sind die Geisseln ebensowenig wie pseudopodienähnliche Ausläufer des Protoplasten, die nach Belieben herausgestreckt und eingezogen werden können.

---

1) Siehe meine Arbeit, diese Jahrb., XXVI.

IV. Theil. Zur Systematik der Bakterien.

I. Vorschläge zur Nomenclatur.

Die Zahl der beschriebenen Bakterienarten hat bereits eine ansehnliche Höhe erreicht und ist in ununterbrochenem Wachsthum begriffen, so dass selbst der Eingeweihte in dem Chaos gut, mittelmässig und schlecht beschriebener und begründeter Arten kaum sich zurecht zu finden vermag. Die systematische Bakteriologie hat, um wenigstens einige Ordnung zu schaffen, physiologische Merkmale, wie Sauerstoffbedürfniss, Verflüssigung der Gelatine, Gas- und Farbenproduction, Wachsthum auf verschiedenen Nährsubstraten, saprogene, zymogene, pathogene Eigenschaften für die Diagnose der Arten heranziehen müssen, da die morphologische Einförmigkeit der Bakterien keine ausreichenden Merkmale zu liefern vermochte.

So unersetzbar und unschätzbar nun auch diese physiologischen Diagnosen sein mögen, so wird doch das Streben der Bakteriologie dahin gerichtet sein müssen, das System der Bakterien auf den gleichen Merkmalen aufzubauen, die dem System aller anderen Organismen als Grundlage dienen, das heisst auf morphologischen. Die Gestalt des Vegetationskörpers der Bakterien ist bereits, wie allbekannt, von Cohn[1]) in seinem System verwerthet worden. Die stäbchenförmigen Bakterien, deren Anzahl bereits 1890[2]) über 200 gestiegen war, fasst man jetzt gewöhnlich in die Gattung Bacillus zusammen.

Nur eine besondere Gruppe solcher Stäbchen ist ausgeschieden und von Praźmowski[3]) in die Gattung Clostridium gestellt worden. Der Autor stützt sich auf die Formveränderung der sporenbildenden Stäbchen, die spindelförmig oder keulig aufschwellen, auf das Ausbleiben der Kettenbildung und auf die Sporenkeimung, die anders als bei Bacillus subtilis verläuft. Praźmowski's Clostridium butyricum, das zur Aufstellung der neuen Gattung führte,

1) Beiträge z. Biologie, I. Bd.
2) Eisenberg, Bakt. Diagnostik, 3. Aufl., 1891.
3) Untersuchungen über Bakterien, 1880, p. 23, 52.

umfasste aber nach Gruber[1]) drei auch morphologisch wohl unterscheidbare Arten. Bei zweien schwellen die Stäbchen spindelförmig an, bei der dritten Art entstehen durch Anschwellung des sporenbildenden Endes keulige, stecknadel- oder kaulquappenähnliche Formen. In die Gattung Clostridium könnten diese drei Arten allerdings untergebracht werden, da Prażmowski nur die Anschwellung der sporenhaltigen Stäbchen überhaupt, nicht eine besondere Form der Anschwellung, etwa die spindelförmige, als Kennzeichen der neuen Gattung benutzte. Da nun aber Clostridium das „Spindelchen" bedeutet und solche spindelförmige Anschwellungen nicht auf die Buttersäurebacillen beschränkt, sondern von Alfred Koch[2]) z. B. auch für Bacillus inflatus und B. Ventriculus beschrieben worden sind, so empfiehlt es sich wohl, die Gattung Clostridium auf solche Bacillen einzuschränken, welche bei der Sporenbildung wirklich Spindelform annehmen. Alle anderen Stäbchen aber, die keulig, stecknadelartig, trommelschlägerähnlich oder kaulquappenförmig an einem Ende aufschwellen und hier die Spore bilden, vereinigt man wohl am besten in einer neuen Gattung, für die ich unter gewissen, gleich zu besprechenden Bedingungen den Namen Plectridium vorschlage.

Aber neben der Gestalt der sporenhaltigen Individuen muss ein anderes morphologisches Merkmal, die Geisseln, in sein Recht eingesetzt werden. Es bedarf wohl keiner weiteren Begründung, dass Zahl, Anordnung und Grösse der Bewegungsorgane für die Systematik der Bakterien nicht minder werthvoll sind, als für die Unterscheidung der ihnen nahe verwandten Flagellaten.

Durch Löffler's Arbeiten und durch die hier mitgetheilten Beobachtungen ist die Morphologie der Geisseln soweit ausgebildet, dass ihre Verwerthung für die Systematik nicht mehr als voreiliger Versuch erscheinen wird.

Zunächst sollen aber zwei Punkte noch kurz berührt werden, die zweifelhafte Gattung Bacterium und der Classificirungsversuch der Schizomyceten von de Toni und Trevisan.

Die Gattung Bacterium wird von verschiedenen Autoren in

---

1) Bakt. Centralbl., I, p. 367.

2) Botan. Zeit., 1888.

verschiedener Weise beschrieben. Schröter[1]) unterscheidet sie von der Gattung Bacillus nur durch die Gestalt der Zellen, die er als kurz stäbchenförmig, wenig länger als breit oder als elliptisch bezeichnet, während dem Genus Bacillus lange cylindrische Zellen zugeschrieben werden. Schröter hebt aber selbst hervor, dass eine scharfe Trennung beider Gattungen nicht möglich ist und dass sie vielleicht in eine, die Gattung Bacillus, vereinigt werden müssen.

Zopf[2]) und ebenso de Toni und Trevisan[3]) verlegen den Hauptunterschied in die Art der Sporenbildung, Bacterium entwickelt Arthrosporen, Bacillus Endosporen. Mit welchem Recht gewisse Bildungen als Arthrosporen bezeichnet werden, bedarf noch sehr einer genaueren Untersuchung, in vielen Fällen wird man ihnen wohl nicht den Werth von Sporen beilegen können. Vorläufig könnte man ja einer solchen Umgrenzung der Gattung Bacterium beistimmen, wenn nicht de Bary[4]) bereits einen besseren Vorschlag gemacht hätte. De Bary empfiehlt alle Stäbchenbakterien mit sicher nachgewiesenen Arthrosporen in die Gattung „Arthrobacterium" zu vereinigen, „Bacterium" aber überhaupt nicht als Gattungsnamen zu gebrauchen. Die Gattung Bacillus würde dann alle endosporen Stäbchenbakterien ohne Gestaltsveränderung bei der Sporenentwickelung umfassen. Den Vorschlag de Bary's halte ich für sehr brauchbar, um so mehr, als durch Zusammensetzung mit „Arthro" auch noch andere Namen sich leicht bilden lassen, wie später gezeigt werden soll.

Der systematische Versuch, den de Toni und Trevisan[5]) veröffentlicht haben, ist meiner Ansicht nach nicht gerade glücklich ausgefallen. Der Hauptfehler, an den ihre Nomenclatur unheilbar krankt, ist der, dass sie fast alle Gattungen nach bekannten Bakteriologen benannt haben, wodurch die Namen zwar sehr ehrenvoll und wohlklingend, aber vollkommen inhaltslos geworden sind. Wenn man aber für die Bakterien neue Namen schafft, so ist unbedingt zu verlangen, dass sie auch einen Auf-

1) Kryptogamen-Flora von Schlesien, III, p. 142 u. 155.
2) Beiträge zur Physiol. u. Morphol. niederer Organismen, 1. Heft, p. 65.
3) Saccardo's Sylloge Fungorum, VIII. Bd., p. 940, 1020.
4) Morphologie u. Biologie der Pilze, 1884, p. 490.
5) l. c., Saccardo's Sylloge Fungorum, VIII, 1889.

schluss über morphologische Unterschiede gewähren. Die Gattungen Pasteurella und Dicoccia sind, wie schon früher erwähnt, schon deshalb zu streichen, weil sie nur plasmolysirte Zustände enthalten.

Ich glaube nicht, dass die Nomenclatur de Toni und Trevisan's sich einbürgern wird, weil sie nicht von morphologischen Gesichtspunkten aus entworfen ist. Wenn ich nunmehr zu meinen Vorschlägen zurückkehre, so bin ich mir dessen wohl bewusst, dass nur ein sehr glücklicher Griff eine solche Nomenclatur schaffen kann, die bequem ist und deshalb sich Freunde erwerben kann.

Ein vollständiges System der Bakterien zu entwerfen, wurde nicht beabsichtigt, die Kugel- und Fadenbakterien sind nicht mit aufgenommen worden; mein Versuch beschränkt sich auf die grosse Schaar der Stäbchenbakterien und nebenbei auf die Gattungen Vibrio und Spirillum.

Die Form der Zellen ist bei den Stäbchenbakterien nicht zur Gattungsdiagnose verwerthbar, denn es ist, wie jeder Kenner weiss, oft sehr schwer, ja unmöglich zu entscheiden, ob das Stäbchen cylindrisch oder elliptisch gestaltet ist. Nur wenn die Stäbchen zu Fäden verbunden sind, kommen reine Cylinderformen vor, sobald aber die Ketten in ihre einzelnen Glieder zerfallen, wölben sich in Folge des Innendruckes die Enden mehr oder weniger hervor, das cylindrische Glied wird jetzt ellipsoidisch und nur von seiner Länge hängt es ab, ob sein Umriss deutlich einer Ellipse entspricht oder mehr einem Cylinder sich nähert. Da aber die Länge der Zellen von der Ernährung ausserordentlich abhängig ist, bei gutem Substrat und rascher Theilungsfolge die Stäbchen kurz bleiben, unter entgegengesetzten Bedingungen viel länger werden, so ist auch dem Verhältniss zwischen Länge und Breite kein generischer Werth beizulegen. Zur Unterscheidung der Species kann sowohl diese Beziehung, als auch die Gestalt der Stäbchen sehr wohl benutzt werden.

Auch darauf, ob Fäden gebildet werden oder nicht, darf meiner Ansicht nach nicht zu grosses Gewicht gelegt werden. Denn die Wuchsform der „Fäden" erscheint doch nur unter gewissen Umständen, der Heubacillus, auf Agar kultivirt, bildet oft gar keine Fäden, von Spirillum Undula habe ich einige Male

Ketten von 4—5 Individuen gefunden. Die Neigung in Fäden zu wachsen würde aber wieder ein gutes Merkmal zur Artunterscheidung abgeben.

Auch die Zoogloeabildung würde ich, gewisse, hier nicht näher zu besprechende Einschränkungen abgerechnet, nicht für die Diagnose von Gattungen geeignet halten. So erzeugt z. B. der Bacillus subtilis auf einer Lösung von 3 % Peptone, 1 % Dextrose, 0,5 % Liebig's Fleischextract eine dicke, gallertreiche, fadenziehende Haut, während er doch auf den meisten anderen Lösungen keine Zoogloeen bildet. Gattungsmerkmale liefert dagegen die Ausscheidung einer scharf begrenzten Gallerthülle um jede Zelle. De Toni und Trevisan haben derartige Stäbchenbakterien, die „Kapselbacillen", als Klebsiella bezeichnet, ich würde es für besser halten, sie in die Gattung Gloeobacter zusammenzufassen.

Endlich könnte man vielleicht die Art der Sporenkeimung noch zu generischen Unterscheidungen heranziehen wollen. Dagegen würde zunächst einzuwenden sein, dass systematische Merkmale möglichst leicht zugänglich sein müssen. Wenn es auch keine Hexerei ist, die Keimung der Sporen herbeizuführen, so bleibt es doch bedenklich, einen Vorgang zu berücksichtigen, der flüchtig vorübergeht und, wenige Ausnahmen abgerechnet, ziemlich gleichartig verläuft. Einstweilen, bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse, sollte man der Sporenkeimung nur ergänzende Artunterschiede entnehmen.

Der Grundgedanke meiner Eintheilung ist der, die Morphologie der Geisseln und Sporenbildung zu benutzen und in geeigneten Namen zum Ausdruck zu bringen.

Die Bildung von Endosporen, als die häufigere, soll in den neuen, die Gestalt der sporenhaltigen Stäbchen und die Begeisselung andeutenden Namen einbegriffen sein, die Bildung der seltenen und zum Theil zweifelhaften Arthrosporen wird durch die Vorsetzung von „Arthro" vor diese Namen ausgedrückt. Zwei Beispiele mögen dies erläutern. Die Gattung „Bactridium" umfasst endospore Stäbchenbakterien mit diffusen Geisseln und nicht angeschwollenen sporenhaltigen Zellen, also z. B. auch den Heubacillus. Sollten nun Arten bekannt werden mit diffusen Geisseln, aber mit Arthrosporen, so würden sie einer Gattung „Arthrobactridium" einzuverleiben sein. Als „Bactrillum" be-

zeichne ich endospore Stäbchen mit einem polaren Geisselbüschel und ohne Anschwellung bei der Sporenentwickelung: „Arthrobactrillum“ würde Stäbchenbakterien umfassen, die einen Geisselbüschel tragen und Arthrosporen bilden.

Die Gattung „Bacillus“ schränke ich auf unbewegliche, geissellose Stäbchen mit Endosporen ohne Anschwellung ein. Für sie würde ja der Gleichmässigkeit wegen der Name „Bacterium“ am meisten sich empfehlen, da dieser aber zu Verwechselungen führen könnte und der durch den Bacillus Anthracis historisch gewordene Name Bacillus nicht verschwinden darf, so behalte ich ihn in der gegebenen Einschränkung bei. Unbewegliche arthrospore Stäbchen würden deshalb als Arthrobacillus gegenüberzustellen sein. Damit aber die Gleichförmigkeit der vorgeschlagenen Nomenclatur nicht nochmals zerstört werde, benutze ich hier den Namen „Arthrobacter“. Wer es lieber hat, mag auch nach de Bary's Vorzug in diesem Falle von Arthrobacterium reden, obgleich die Endung nicht nothwendig ist.

Soweit bisher bekannt, ruft die Endosporenbildung keine oder eine spindelförmige oder eine klöppelförmige Umgestaltung des Stäbchens hervor. Hieraus ergeben sich drei Gattungsgruppen, die weiterhin durch die Morphologie der Geisseln gekennzeichnet werden können. Für die Gattungsnamen derjenigen Stäbchen, welche sich bei der Sporenentwickelung nicht verändern, benutze ich als Stammwort „*βάκτρον*“, Stock, Stab. Die spindelförmigen werden durch Namen bezeichnet, die mit *κλωστήρ*, „Spindel“, gebildet sind, die klöppelförmigen erkennt man an Ableitungen aus „*πλῆκτρον*“, der Schläger, mit dem Saiteninstrumente, Trommeln geschlagen werden.

Die Beschaffenheit der Geisseln wird durch verschiedene Diminutivendungen, welche den genannten drei Wörtern angehängt werden, zum Ausdruck gebracht. Bei der Wahl dieser Endungen musste auf den bereits vorhandenen Namen „Clostridium“ Rücksicht genommen werden. Einer der Buttersäurebacillen, der in dem Clostridium butyricum Praźmowski's mitenthalten ist, trägt diffuse Geisseln und schwillt bei der Sporenbildung spindelförmig an (Taf. IV, Fig. 8—10). Er dient als Typus meiner eingeengten Gattung Clostridium.

Damit wären die Gattungen Bactridium und Plectridium

ohne weiteres gegeben. Die erstere umfasst Stäbchen mit diffusen Geisseln und ohne Anschwellung bei der Sporenbildung (Bacillus subtilis), Plectridium solche mit diffusen Geisseln und kopfiger Anschwellung an einem Ende (Taf. IV, Fig. 5—7). Der Name Bactridium ist bereits von Kunze für einige seltene, wenig bekannte Schimmelpilze vergeben und hätte deshalb wohl vermieden werden sollen. Da aber Verwechselungen mit diesen Schimmeln kaum zu befürchten sind, so möchte ich gern, um die Harmonie der Nomenclatur nicht zu stören, den Namen Bactridium für die geschilderten Bakterienarten beibehalten.

Da die Gattung „Spirillum" Arten mit einem, gewöhnlich polarem Geisselbüschel umfasst, so war damit die Bedeutung der Diminutivendung „illum" schon vorgezeichnet.

Die Gattungen Bactrillum, Clostrillum, Plectrillum werden ohne weitere Erklärung verständlich sein.

Endlich kann man mit der Endung „inium" andeuten, dass die Stäbchen nur eine polare Einzelgeissel tragen: Bactrinium, Clostrinium, Plectrinium.

Unbewegliche, also geissellose Stäbchen, die bei der Sporenbildung keine Gestaltsveränderung erleiden, stelle ich in die Gattung Bacillus, deren Umfang gegenüber dem bisherigen Gebrauch stark eingeengt ist. Bewegungslose Stäbchen mit Spindelbildung würde man wohl am besten in eine Gattung „Closterium" stellen; da aber dieser Name bereits seit langer Zeit für eine Alge (Desmidiacee) gebraucht wird, so schlage ich den Namen Paracloster vor. Durch die Vorsetzung von „Para" soll angedeutet werden, dass eine echte Bewegung fehlt, nur moleculares Zittern vorhanden ist und zuweilen eine Eigenbewegung vortäuscht. Die Gattung Paraplectrum würde unbewegliche Stäbchen mit keuliger Anschwellung des sporenbildenden Endes umfassen.

Weitere Einzelheiten wird man aus der folgenden Uebersicht entnehmen können.

Die Durchführung obiger Nomenclatur wird vielleicht auf einige Schwierigkeiten betreffs der Sporenbildung stossen, da diese ja für die meisten Bakterien noch nicht bekannt ist. Aber selbst dann könnte doch wenigstens durch die immer mögliche Untersuchung der Geisseln eine gewisse vorläufige Ordnung in

die Stäbchenbakterien gebracht werden. Aus der Beschaffenheit der Geisseln wird sich auch für sporenlose Stäbchen ersehen lassen, zu welcher der Unterfamilien sie gehören. Es empfiehlt sich wohl, die mit *βάκτρον* gebildeten Namen einstweilen auch für solche Bakterien anzuwenden, deren Sporen noch unbekannt sind. Die Gattungen Bactrillum, Bactridium, Bactrinium und Bacillus würden also in einem Anhang alle jene Stäbchenbakterien aufzunehmen haben, deren Sporenbildung noch zweifelhaft ist, deren Geisseln aber dem Gattungstypus entsprechen.

II. Uebersicht über die Gattungen der Bacillaceen, Vibrionen und Spirillen.

Sämmtliche Bakterien möchte ich zunächst in zwei Ordnungen eintheilen, die Haplobakterien, Einzelbakterien, und die Trichobakterien, Fadenbakterien. Das unterscheidende Merkmal liegt in dem Bau des Vegetationskörpers, der bei den Trichobakterien immer ein unverzweigter oder verzweigter, aus einzelnen Zellgliedern aufgebauter Faden ist, während die Haplobakterien einen einzelligen Vegetationskörper besitzen, der kugelig, stabartig oder schraubig gestaltet ist. Wenn bei den Trichobakterien die Fäden in ihre einzelnen Glieder zerfallen und diese ausschwärmen, so haben wir hier eine Fortpflanzungserscheinung vor uns, die einzelnen Glieder werden zu Schwärmern, zu Gonidien (Taf. I, Fig. 13—16, Cladothrix). Der vollendet erwachsene Vegetationskörper ist aber immer bei den Trichobakterien ein Faden.

Ganz anders verhalten sich die „Fäden" der Haplobakterien, sie sind nur Wuchsformen; die einzelnen zur Kette vereinigten Glieder stehen in keiner anderen Beziehung zu einander, als dass sie durch Theilung nach- und auseinander entstanden sind. Der Vegetationskörper der Haplobakterien ist nicht die ganze Kette eines Heubacillus z. B., sondern das einzelne, einzellige Stäbchen. Ebenso sind auch die flachen Tafeln der Lampropedien, die Packete der Sarcina nicht die Vegetationskörper, sondern nur Colonien, Zusammenhäufungen einzelliger, in beiden Fällen kugeliger Vegetationskörper.

Die Einzelbakterien (Haplobacteriaceï) würden nun weiterhin in drei Familien zu theilen sein nach der Form der einzelligen Vegetationskörper: Coccaceen, Bacillaceen und Spirillaceen. Auf die Coccaceen soll hier nicht weiter eingegangen werden.

Die Familie der Bacillaceen gliedere ich, die Kapselbacillen ausgenommen, folgendermassen:

Familie Bacillaceï.

Vegetationskörper einzellig, gerade, mit ausgesprochener Längsachse, bald kurz ellipsoidisch, bald gestreckt stäbchenförmig; Theilung immer in derselben Richtung, senkrecht zur Längsachse, mit oder ohne Kettenwuchs und Bewegung. Sporen theils endospor, theils arthrospor.

1. Unterfamilie Bacilleï.

Unbeweglich, ohne Geisseln.

a) Mit Endosporen.

1. Gattung: Bacillus, Sporenstäbchen cylindrisch.
2. „ Paracloster, Sporenstäbchen spindelförmig.
3. „ Paraplectrum, Sporenstäbchen keulig.

b) Ohne Endosporen, mit Arthrosporen.

4. „ Arthrobacter.

2. Unterfamilie Bactrinieï.

Beweglich, mit polarer Einzelgeissel.

1. Gattung: Bactrinium, Sporenstäbchen cylindrisch.
2. „ Clostrinium, Sporenstäbchen spindelförmig.
3. „ Plectrinium, Sporenstäbchen keulig.
4. „ Arthrobactrinium, mit Arthrosporen.

3. Unterfamilie Bactrilleï.

Beweglich, mit polarem Geisselbüschel.

1. Gattung: Bactrillum, Sporenstäbchen cylindrisch.
2. „ Clostrillum, Sporenstäbchen spindelförmig.
3. „ Plectrillum, Sporenstäbchen keulig.
4. „ Arthrobactrillum, mit Arthrosporen.

4. Unterfamilie Bactridieï.

Beweglich, mit diffusen Geisseln.

1. Gattung: Bactridium, Sporenstäbchen cylindrisch.
2. „ Clostridium, Sporenstäbchen spindelförmig.
3. „ Plectridium, Sporenstäbchen keulig.
4. „ Diplectridium, Sporenstäbchen hantelförmig.
5. „ Arthrobactridium, mit Arthrosporen.

Tabellarische Uebersicht der Bacillaceen.

Geisseln	Endosporen Sporenhaltige Stäbchen			Arthrosporen
	cylindrisch	spindelig	keulig	
O.	Bacillus	Paracloster	Paraplectrum	Arthrobacter
Polare Einzelgeissel	Bactrinium	Clostrinium	Plectrinium	Arthrobactrinium
Polarer Geisselbüschel	Bactrillum	Clostrillum	Plectrillum	Arthrobactrillum
Diffuss.	Bactridium	Clostridium	Plectridium Diplectridium	Arthrobactridium

Beispiele.

I. Bacillaceen.

1. Unterfamilie Bacilleï.

Unbeweglich, ohne Geisseln.

1. *Bacillus (Cohn).* Unbeweglich, ohne Geisseln, mit Endosporen in unveränderten, nicht spindeligen oder kopfigen Stäbchen; eine schwache allseitige Vergrösserung der Stäbchen bei der Sporenbildung kommt zuweilen vor. Sporen in der Mitte oder am Ende der Stäbchen.

   Bacillus Anthracis Cohn.

   Bacillus Carotarum A. Koch, bot. Zeit. 1888.

Hierher würden einstweilen auch alle jene unbeweglichen Stäbchenbakterien zu stellen sein, bei denen Endosporen oder Arthrosporen noch nicht gefunden worden sind.

2. *Paracloster nov. gen.* Unbeweglich, ohne Geisseln, mit Endosporen in spindelförmig aufgeschwollenen Stäbchen; die Spore liegt oft genau in der Mitte, kann aber auch in einem der Enden, also ausserhalb der grössten Schwellung liegen.

Bis jetzt ist kein Vertreter dieser Gattung bekannt.

3. *Paraplectrum nov. gen.* Unbeweglich, ohne Geisseln, mit Endosporen in einem kopfig aufgeschwollenen Ende.

Paraplectrum Peroniella (Bacillus Peroniella Klein, 1889, Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. VII p. (65.) Taf. XII, Fig. 2).

Die von Klein unvollständig beobachtete Form könnte wohl hierher gehören, freilich ist es nicht unmöglich, dass ausser den an Algen festsitzenden unbeweglichen Stäbchen, die Klein allein gesehen hat, auch noch frei herumschwärmende vorhanden sind. Eine ähnliche Form bildet Zopf (Spaltpilze 3. Aufl. p. 18) ab. Hierher würden alle sogenannten Köpfchenbakterien, Stecknadelformen, Trommelschlägel etc. gehören, sobald sie dauernd bewegungslos sind.

4. *Arthrobacter (de Bary).* Unbeweglich, ohne Geisseln, ohne Endosporen, mit Arthrosporen.

Vorläufig kann keine Art mit Sicherheit hierhergestellt werden, vielleicht würde das Bacterium Ureae hierhergehören.

2. Unterfamilie Bactrinieï.

Beweglich, mit polarer Einzelgeissel.

1. *Bactrinium nov. gen.* Beweglich, mit polarer Einzelgeissel und Endosporen in nicht aufgeschwollenen Stäbchen.

Eine eingeisselige Form mit Endosporen ist noch nicht ausführlich beschrieben, dagegen kann mit grosser Wahrscheinlichkeit der Bacillus pyo-cyaneus, der nach Löffler[1]) eine Geissel trägt, hierher gestellt werden; ebenso der von Löffler[2]) abgebildete grosse Bacillus aus einem Pflanzenaufguss. Ich selbst

1) Bakt. Centralbl., VII, p. 634.
2) Bakt. Centralbl., VI, Taf. I, Fig. 1.

habe bis jetzt keine solche Form gefunden. Auch die von Winogradsky[1]) beschriebenen Nitritbakterien von Zürich und Buitenzorg könnten hierher gehören.

2. *Clostrinium nov. gen.* Beweglich, mit polarer Einzelgeissel, Endosporen in spindelförmigen Stäbchen.

Bis jetzt ist keine hierher gehörige Form bekannt; da die beiden von A. Koch[2]) beschriebenen Arten Bacillus inflatus und Bacillus Ventriculus lebhaft beweglich sind, so könnte die Untersuchung der noch nicht bekannten Geisseln vielleicht zur Ausfüllung dieser Lücke führen.

3. *Plectrinium nov. gen.* Beweglich, mit polarer Einzelgeissel, Endosporen in einem aufgeschwollenen Ende.

Auch für diese Gattung fehlt es vorläufig noch an einem sicheren Beispiel. Zopf[3]) bildet zwar eine Köpfchenbakterie mit einer Geissel am nicht geschwollenen Ende ab, giebt aber weder den Fundort noch sonst etwas an.

4. *Arthrobactrinium nov. gen.* Vacat.

5. *Chromatium.* Rothe Schwefelbakterie mit einer Geissel. Chr. Okenii.

3. Unterfamilie Bactrilleï.

Beweglich, mit polarem Geisselbüschel.

1. *Bactrillum nov. gen.* Beweglich, mit polarem Geisselbüschel und Endosporen in nicht geschwollenen Stäbchen.

Die Zahl der zum Büschel vereinigten Geisseln wird für eine spätere genaue Beschreibung der Arten werthvolle Merkmale abgeben, ebenso die Länge der Geisseln desselben Büschels; es werden sich gewiss auch hier Fälle mit kürzeren Nebengeisseln nach Art von Spirillum Undula finden.

Die Endosporenbildung ist mit Sicherheit noch für keine Form bekannt; die in diese Gattung einstweilen nach den

---

1) Archives de sciences biolog. publ. par l'Instit. impérial de Médecin expériment., St. Petersbourg, I.

2) Botan. Zeit., 1888.

3) Spaltpilze, 3. Aufl., p. 18, Fig. 18D.

Geisseln vereinigten Arten würden demnach vielleicht später in andere Gattungen der Bactrilleen einzuordnen sein.

Bactrillum Pseudo-Termo (Syn.: Bacterium Termo Aut. pr. p.; Bacterium Termo (Dujardin) Cohn 1872, Beiträge z. Biologie I, 2, p. 168, Taf. III, Fig. 8).

Es besteht allgemein eine grosse Abneigung gegen Bacterium Termo, das man als ein Gemenge verschiedener, in faulenden Flüssigkeiten lebenden Bakterien aufzufassen sich gewöhnt hat. Cohn's Beschreibung lässt aber mit aller Deutlichkeit eine Bakterienart erkennen, die ausser in der bekannten Cohn'schen Bakterienlösung auch sehr leicht in sich selbst überlassenem Heuinfus auftritt.

Die Zellen dieser Art sind nicht cylindrisch, sondern deutlich ellipsoidisch und spitzen sich gewöhnlich nach dem die Geisseln tragenden Ende zu, so dass ihr Umriss eiförmig wird. Sehr oft leben die sehr beweglichen Bakterien in Pärchen zusammen (Taf. III, Fig. 10), sehr selten und vereinzelt bilden sie mehrgliedrige Ketten. Der polare Geisselbüschel besteht aus 3—4 gleichlangen Geisseln; durch theilweises Abwerfen der Geisseln wird die Zahl auf 1 oder 2 herabgedrückt. Dennoch wird man bei einem reichhaltigen Präparat nicht im Zweifel sein, dass der intacte Büschel 3—4 Geisseln zählt. Sporenbildung ist bei dieser Art noch nicht bekannt, sie kann also nur einstweilen in der Gattung Bactrillum untergebracht werden. Um Verwechselungen auszuschliessen, schlage ich den Speciesnamen „Pseudotermo" vor.

Bactrillum fluorescens longum (Syn.: Bacillus fluorescens longus O. E. R. Zimmermann; die Bakterien der Chemnitzer Wasserleitung, Chemnitz 1890, p. 20).

Für den stark fluorescirenden, die Gelatine nicht verflüssigenden Bacillus Zimmermann's möchte ich eine Art halten, die ich aus dem pathologischen Institut der Universität Leipzig bekam: Sehr lebhaft bewegte Stäbchen und kürzere oder längere Fäden, die ebenfalls lebhaft umherschwärmen und ein sehr merkwürdiges, charakteristisches Bild gewähren. Sporen wurden nicht gefunden, sind auch von Zimmermann nicht beschrieben. Die cylindrischen Stäbchen tragen an einem Ende einen Büschel von 5—10 zarten,

gleichlangen, ziemlich kurzen Geisselchen. Bei lebhafter Theilung findet man sehr oft Stäbchen mit einem Geisselbüschel an jedem Ende (Taf. III, Fig. 18c), woraus, ebenso wie bei dem früher ausführlich beschriebenen Spirillum Undula, folgt, dass die Bildung des neuen Geisselbüschels für das zweite Individuum in den Anfang des ganzen Theilungsvorganges fällt. An den kürzeren und längeren Ketten wird man sehr verschiedene Gruppirungen der Geisseln vorfinden (Taf. III, Fig. 18a), hervorgerufen durch mehr oder weniger starkes Abwerfen während der Präparation. Immer wird sich aber feststellen lassen, dass die Geisseln in gewissen, den Längen der einzelnen Glieder entsprechenden Abständen an dem Faden seitlich hervortreten. Niemals zeigt sich eine diffuse Vertheilung, etwa wie an den langen schwärmenden Fäden des Bacillus subtilis.

2. *Clostrillum nov. gen.* Beweglich, mit polarem Geisselbüschel und Endosporen in spindelförmigen Stäbchen.

Bis jetzt keine Art bekannt.

3. *Plectrillum nov. gen.* Beweglich, mit polaren Geisselbüscheln und Endosporen in kopfig geschwollenen Stäbchen.

Vacat.

4. *Arthrobactrillum nov. gen.* Wie Bactrillum, aber mit Endosporen.

Vacat.

4. Unterfamilie Bactridieï.

Beweglich, mit diffusen Geisseln.

1. *Bactridium nov. gen.* Beweglich, mit diffusen Geisseln und Endosporen in nicht geschwollenen Stäbchen.

Die Zahl der diffusen Geisseln ist eine verschiedene, sie beträgt bei einigen vielleicht nur 3—6, bei anderen, wohl den meisten aber 9—12 und mehr, so dass die ganze Oberfläche der Stäbchen mit Geisseln bedeckt ist. Durch Abwerfen einzelner Geisseln können hier besonders mannigfaltige Bilder entstehen, in den Präparaten treten oft Unmengen solcher abgerissener, sogenannter freier Geisseln auf.

Hierher scheinen eine grössere Zahl von Stäbchenbakterien zu gehören.

Bactridium subtile (Bacillus subtilis (Ehrenb.) Cohn 1872, Beitr. z. Biol., I, Bd. 2, p. 175, II, Bd. 3, p. 416); Heubacillus.

Betreffs der Geisseln scheint zwischen Löffler's und meinen Befunden einerseits, den älteren Angaben R. Koch's und Brefeld's andererseits ein Widerspruch zu bestehen.

R. Koch[1]) bildet einen in faulendem Pflanzenaufguss erwachsenen Bacillus ab, der an jedem Ende eine lange Geissel trägt, und nennt diesen, wohl mehr vorläufig, Bacillus subtilis. Einer Reinkultur entstammte diese Bakterie nicht. Buchner[2]) hat bereits in weniger höflicher als überzeugender Weise dieses Versehen Koch's berichtigt. Die gleiche Anordnung der Geisseln schreibt auch Brefeld[3]) dem Bacillus subtilis zu, auch er bildet an jedem Ende der Stäbchen eine einzige Geissel ab. Ebenso wie Koch wird auch Brefeld unreine Kulturen gehabt haben. Er sagt selbst[4]): „soweit meine Erfahrungen reichen, sind die Schwärmzustände von Bacillen in Flüssigkeiten überhaupt häufig, namentlich aber dann, wenn die Nährlösungen weniger zusagen und Störungen eingetreten sind durch andere Bakterien". Einer solchen durch andere Bakterien verunreinigten Kultur werden wohl Brefeld's Präparate entstammen.

In Reinkulturen des Bacillus subtilis findet man nur diffuse Geisseln, wie aus zahlreichen Angaben dieser Arbeit zu ersehen ist (Taf. II, Taf. III, Fig. 1—8).

Bactridium Megaterium (Bacillus Megaterium de Bary 1884, Morphologie und Biologie der Pilze, p. 499, Fig. 194).

Auch diese vollständig bekannte Stäbchenbakterie trägt zahlreiche diffuse Geisseln.

Einstweilen würden noch zu dieser Gattung folgende Arten, deren Sporenbildung man noch nicht kennt, zu stellen sein:

Bactridium typhi abdominalis. Als klassisches Beispiel diffuser Geisseln seit Löffler's Arbeit bekannt. Man sehe noch Fig. 16, Taf. III dieser Arbeit.

1) In Cohn's Beiträgen z. Biologie, II. Bd., 1877, p. 416, Taf. XIV, 5.

2) In Nägeli, Untersuchungen über niedere Pilze, 1882, p. 238.

3) Untersuchungen über Pilze, IV, p. 40, Taf. I, Fig. 3.

4) l. c., p. 40.

Bactridium typhoideum ad inter. Typhusähnlicher Wasserbacillus.

Eine solche Form hat bereits Löffler in seiner bekannten Geisselarbeit kurz erwähnt. Ich habe aus sich selbst überlassenem Heuinfus einen Bacillus mit diffusen Geisseln isolirt (Fig. 13, Taf. III), der dem Typhusbacillus sehr ähnlich ist. Sporenbildung konnte nicht beobachtet werden. Das Bactridium verflüssigt Gelatine, wächst sehr schnell, am besten bei Zimmertemperatur und ist lebhaft beweglich. Neigung zu Kettenwuchs ist nicht vorhanden.

Auch im Zahnbeleg des Mundes kommt ein Bactridium vor, das wohl als B. buccale bezeichnet werden könnte (Taf. IV, Fig. 11).

2. *Clostridium* (Praźmowski 1880) pro parte. Beweglich mit diffusen Geisseln und Endosporen in spindelförmig geschwollenen Stäbchen, Sporen entweder in der Mitte der Anschwellung oder einem Ende genähert.

Mit Praźmowski's Gattungsnamen sollen hier, wie schon erwähnt, alle jene Stäbchenbakterien bezeichnet werden, die bei der Sporenbildung spindelförmig aufschwellen und diffuse Geisseln tragen. Kopfige Anschwellung eines Endes, die Praźmowski gleichfalls für seine Gattung zuliess, ist ausgeschlossen und charakterisirt bei diffusen Geisseln das neue Genus Plectridium.

Clostridium butyricum (Praźmowski 1880) pro parte.

Eine der von Praźmowski in seiner Species zusammengeworfenen Arten, die leicht auf in Wasser faulenden Erbsen sich einstellt und ein anaërober Erreger der Buttersäuregährung ist, trägt diffuse Geisseln, die auch noch an den spindelförmig geschwollenen Stäbchen nachzuweisen sind (Fig. 8—10, Taf. IV). Diese zeigen mit Jod Granulosereaction, die aber in dem einen Ende nicht eintritt. Hier in dem granulosefreien Theil liegt die Spore. Meine Art deckt sich wohl mit der von Gruber[1]) als No. I beschriebenen Buttersäurebakterie.

Clostridium Oedematis malignis (R. Koch). Nach Löffler hat diese Bakterie diffuse Geisseln, nach der Sporenbildung ist sie in die Gattung Clostridium einzureihen, da wohl

1) Bakt. Centralbl., I, p. 367.

nicht, wie Flügge[1]) noch anführt, neben der Spindelform auch kaulquappenartige Sporenstäbchen vorkommen.

Ob andere Bacillen mit spindelförmiger Anschwellung, wie die A. Koch's[2]) und der von Gruber als No. III beschriebene Buttersäurebacillus hierher oder zu einer anderen Gattung gehören, wird erst die Untersuchung der Geisseln darthun.

3. *Plectridium nov. gen.* Beweglich mit diffusen Geisseln und Endosporen in einem kopfig geschwollenen Ende der Stäbchen (Köpfchenbakterien, Klöppel-, Trommelschläger- oder Kaulquappenform), das andere Ende nicht geschwollen.

Plectridium paludosum nov. spec. Fig. 5—7, Taf. IV.

Diese, allem Anscheine nach anaërobe Bakterie erhält man, gemeinschaftlich mit Diplectridium, regelmässig in der bereits auf p. 111 geschilderten Weise; sie wuchert im Innern der faulenden Schneckenleiber und tritt, wenn diese platzen, auch in das Wasser heraus. Niemals habe ich gesehen, dass die Stäbchen, die gewöhnlich 5mal so lang als breit sind, an beiden Enden angeschwollen waren und dementsprechend zwei Sporen enthielten. Klein[3]) hat diese Form wohl ebenfalls vor sich gehabt, aber für kurze Individuen seiner beiden Arten Bacillus de Baryanus und Bacillus Solmsii gehalten. Das sporentragende Ende ist oft nur wenig, zuweilen gar nicht angeschwollen, so dass man nur bei Beobachtung einer grösseren Zahl von Individuen den Charakter eines Plectridium erkennen wird. Immer geht, wie Klein behauptet, das sporentragende Ende nicht voraus, sehr oft wird es nachgeschleppt.

Plectridium Tetani.

Plectridium des Rauschbrandes.

4. *Diplectridium nov. gen.* Beweglich mit diffusen Geisseln und langen cylindrischen Zellen, deren beide Enden kopfig anschwellen und je eine Spore entwickeln. (Hantelförmige Bakterie.)

---

1) Mikroorganismen, p. 194.
2) Botan. Zeit., 1888.
3) Berichte d. deutsch. bot. Ges., VII. Bd.

Diplectridium Solmsii (Bacillus Solmsii L. Klein[1]) pro parte). Mit Plectridium paludosum leicht zu erhalten.

Stäbchen sehr kräftig und langgestreckt, 25—30mal so lang als breit, einzellig, nicht, wie Klein in seinen Figuren andeutet, zwei- und mehrgliedrig. Beide Enden mehr oder weniger stark geschwollen und je eine Spore führend, auch während der Sporenreifung noch lebhaft beweglich. Zuweilen wird man sporenhaltige Stäbchen ohne deutliche Anschwellung der Enden finden, aber doch nur ganz vereinzelt; Regel ist Anschwellung und Sporenbildung in beiden Enden (Taf. IV, Fig. 1—4).

5. *Arthrobactridium nov. gen.* Beweglich, mit diffusen Geisseln und Arthrosporen.

Vacat.

Familie Spirillaceï.

Vegetationskörper einzellig, bogig oder spiralig gekrümmt und gedreht, mehr oder weniger gestreckt, Theilung immer senkrecht zur Längsachse, oft zu kurzen, weniggliedrigen Ketten verbunden, sehr oft paarweise; meist lebhaft bewegt. Sporenbildung unbekannt.

1. Gattung Vibrio.

Zellen kurz, schwach bogig, kommaartig gekrümmt, mit polarer Einzelgeissel.

Löffler, der bei den pathogenen Kommabacillen, d. h. bei Koch's Kommabacillus und den ihm ähnlichen Prior-Finkler'schen und Metschnikoff'schen Vibrionen das regelmässige Vorkommen einer polaren Einzelgeissel festgestellt hat, empfiehlt diese drei Arten dem vernachlässigten Genus Vibrio einzureihen. Ich schliesse mich diesem Vorschlage an und möchte der Gattung obigen Umfang geben. Sie würde sich mit Schröter's[2]) Microspira decken, aber wohl den Namen Vibrio behalten können.

Der Vibrio Rugula, nach Praźmowski[3]) mit kopfig anschwellendem, sporenbildenden Ende würde natürlich gemäss

---

1) l. c., Berichte d. deutsch. bot. Ges., VII. Bd.

1) Kryptogamenflora von Schlesien, III, p. 168.

1) l. c., p. 42, Taf. I, Fig. 8—11.

dem für die Bacillaceen aufgestellten Princip in eine besondere Gattung gebracht werden müssen, deren Endung noch nach den Geisseln bestimmt werden müsste. Ich habe diese Form selbst noch nicht untersucht. Es würden hier folgende Namen, die sich von selbst erklären, in Betracht kommen: Vibroplectrillum, Vibroplectridium, Vibroplectrum. Die letztere Gattung würde eine polare Einzelgeissel bezeichnen.

2. Gattung Spirillum.

Zelle lang, spiralig gedreht, korkzieherartig, auf dem Deckglas angetrocknet halbkreisförmig, mit einem meist polaren Geisselbüschel aus mehreren langen Haupt- und mehreren kurzen Nebengeisseln.

Löffler hat bereits darauf hingewiesen, dass alle Spirillen (Sp. Undula, rubrum, concentricum) Büschel von Geisseln an den Enden tragen. Ich habe noch die gleiche Anordnung für Spirillum volutans festgestellt. Aus der auf p. 102 dieser Arbeit beschriebenen Theilung des Spirillum Undula ergiebt sich, dass dieses nur an einem Ende einen Geisselbüschel trägt und dass die sehr häufigen Individuen mit Büscheln an beiden Enden Theilungszustände sind.

Bei einem, im Zahnschleim lebenden Spirillum, zu dem wohl Schröter's Microspira buccalis gehört, dem Spirillum sputigenum Miller's[1]) steht der Geisselbüschel nicht am Ende, sondern seitlich, wie die Fig. 15, Taf. III zeigt. Auf diese abweichende Stellung des Geisselbüschels ein neues Genus zu gründen, halte ich einstweilen nicht für nöthig, eine Untergattung würde genügen.

Auf die Gattungen Spirochaete und Ophidomonas gehe ich, da ich sie selbst nicht rücksichtlich ihrer Geisseln untersucht habe, nicht weiter ein. Es versteht sich von selbst, dass auch bei den Spirillaceen die gleichen Principien der Nomenclatur, wie bei den Bacillaceen sich in ausgedehntem Maasse anwenden lassen. Dazu nöthigt aber der geringere Formenkreis dieser Gruppe vorläufig noch nicht.

1) Die Bakterien der Mundhöhle.

Resultate.

Die übliche Herstellungsweise der Deckglaspräparate, der sogenannten Ausstrichpräparate, muss in Folge des Salzgehaltes ($^1/_2$—1 %) der gebräuchlichen Nährböden Plasmolyse, „Präparations-Plasmolyse", hervorrufen (p. 2).

Durch sehr starke Verdünnung kann diese Präparations-Plasmolyse vermieden werden, der Inhalt der angetrockneten Bakterien ist homogen oder nur schwach geschrumpft (p. 3).

Zur Hervorrufung der Präparations-Plasmolyse wenigstens an einigen Stellen und besonders am Rande des eingetrockneten Tropfens genügt ein sehr niedriger Salzgehalt, 0,01—0,05 % NaCl (p. 4).

Der Eintritt der Präparations-Plasmolyse kann während des Eintrocknens eines Hängetropfens unmittelbar beobachtet werden (p. 5).

Wässerige Farbstofflösungen bewirken leicht eine Verquellung des contrahirten Protoplastes und verwischen die Präparations-Plasmolyse, die beim Färben mit alkoholischen Lösungen, mit Ziel's Carbolfuchsin, mit Delafield'schem Hämatoxylin wunderschön conservirt wird (p. 5, 22).

Solche Präparations-Plasmolyse ist schon sehr oft beobachtet, aber falsch gedeutet worden; es gehören hierher: die Gattungen Pasteurella und Dicoccia von de Toni und Trevisan, das von Rahmer beschriebene Tinktionsphänomen an Choleravibrionen, die bambusgliederähnlichen Umrisse der Milzbrandbacillen, die Polkörner des Typhusbacillus, die verschiedenen körnigen Bildungen beim Tuberkelbacillus; ferner ist Präparations-Plasmolyse abgebildet vom Diphtheriebacillus, dem Bacillus der Hühnercholera und Kaninchenseptikämie, der blauen Milch (p. 6—8).

Die ungefärbt bleibenden Stellen plasmolysirter Bakterien sind oft als Sporen gedeutet worden, sind aber in Wirklichkeit nur leere Stellen (p. 8).

In schwachen, eben scharfe Plasmolyse hervorrufenden Salzlösungen (1,25 % NaCl, 2,5 % KNO_3, 1,25 % NH_4Cl, 15 % Rohrzucker) geht bei allen Bakterien (Spirillum, Cladothrix, Typhus, Cholera, blaue Milch, fluorescirender Bacillus) die

Plasmolyse bald, gewöhnlich im Laufe von 1—2 Stunden zurück. In stärkeren Lösungen (5—10% KNO_3 etc.) verschwindet, z. B. bei Spirillum und Cladothrix, die Plasmolyse noch viel schneller, innerhalb $^1/_4$ Stunde (p. 8—19).

Die Wiederausdehnung des Protoplastes in der Salzlösung wird nicht durch zelleigene Steigerung des Innendruckes veranlasst, sondern dadurch, dass die Salzlösung in die Bakterienzelle eindringt (p. 16).

Für verschiedene Salze ist das Protoplasma derselben Art nicht gleich gut permeabel (p. 17).

Um Bakterien auf dem Deckglas während des Eintrocknens zu plasmolysiren und so zu fixiren und zu färben, hat man folgende Methode anzuwenden: ein kleiner Tropfen einer schwachen Salzlösung (0,25—0,5% NaCl, 0,5—1% KNO_3) wird auf dem Deckglas mit einer Spur der Bakterien vermischt und dann sehr flach ausgestrichen, so dass er in 3—10 Minuten eintrocknet. Bei Agarbelegen vermenge man die Bakterien zunächst in einem Uhrschälchen mit der Salzlösung und streiche dann einen kleinen Tropfen aus. Während der Verdunstung wird die zur Plasmolyse erforderliche Concentration erreicht (p. 20—22).

Für diese Deckglasplasmolyse genügt im Allgemeinen $^1/_5$—$^2/_5$ derjenigen niedrigsten Concentration, die noch sogleich scharfe Plasmolyse erzeugt (p. 22).

Die eingetrockneten Tröpfchen mit dem ausgeschiedenen Salz kann man über der Flamme homogenisiren. Man trage sogleich die alkoholische Farbstofflösung auf. Wässerige Lösungen sind zu vermeiden (p. 22).

Man kann auch mit der Plasmolysirung noch die Löffler'sche Beizung der Geisseln vereinigen (p. 23).

Bei der Theilung von Spirillum Undula ist von einem Centralkörper im Sinne Bütschli's nichts zu sehen; die von ihm abgebildeten beiden neuen Centralkörper in einem getheilten Spirillum sind die beiden Theile des durch Präparations-Plasmolyse zufällig in der Mitte durchgeschnürten Inhaltes. Ein Vergleich zahlreicher sich theilender, plasmolysirter Spirillen ergiebt, dass diese Durchschnürungen ohne jede Beziehung zum Theilungsvorgang ganz regellos stattfinden (p. 25—29).

Auch bei dem langgestreckten Bacillus Solmsii ist von einem Centralkörper weder vor noch während der Sporenbildung etwas zu entdecken (p. 29—31).

Die Plasmolyse kleinerer und kleinster Bakterien (Cholera, Typhus, blaue Milch, fluorescirende) zeigt, dass auch diese keine Centralkörper enthalten, sondern sich den grösseren Bakterien vollständig anschliessen (p. 31).

Die Bakterienzelle besteht aus einer Haut, einem Protoplasten in Form eines Wandbeleges und Zellsaft, hat demnach den gleichen Bau wie jede andere Pflanzenzelle. Nach Zellkernen würde noch zu suchen sein. Ein Centralkörper ist niemals vorhanden, wo es so scheint, liegt eine Täuschung durch den contrahirten Protoplasten vor (p. 32).

Der Bacillus subtilis hat sehr kurze, fast kugelige Zellen, die scheinbar cylindrischen Stäbchen bestehen stets aus solchen kurzen Gliedern. Deshalb äussert sich die Plasmolyse beim Heubacillus, ebenso wie bei den Coccaceen, nur in einer Steigerung des Lichtbrechungsvermögens. Durchschnürungen des Inhaltes kommen nur ausnahmsweise in längeren Gliedern vor (p. 32—34).

Bei der Plasmolyse mit schwächeren Lösungen (2,5 % KNO_3, 1,25 % NaCl etc.) hört die Bewegung der Bakterien nicht auf, die Geisseln werden nicht eingezogen (Spirillum, Typhus, Cholera, blaue Milch, Fluorescenz). Zuweilen schwärmen im Hängetropfen die plasmolysirten Bakterien stundenlang herum (p. 36—48).

In stärkeren Salzlösungen erlischt zwar die Bewegung sofort, aber nicht in Folge einer Geisseleinziehung, sondern einer Starre, die die ausgestreckt bleibenden Geisseln befällt (p. 75).

Der Rückgang der Plasmolyse und die Wiederbelebung starrer Geisseln sind vollkommen von einander unabhängig (p. 76).

In gelungenen Beizpräparaten plasmolysirter Bakterien sind die Geisseln immer vorhanden. Wenn der Inhalt aus dem geisseltragenden Ende der Spirillen zurückweicht, bleibt gewöhnlich ein kleiner, oft winziger Rest an der Geisselbasis hängen. Dies Restchen vermittelt die Verbindung zwischen Geisseln und Protoplast (p. 42). Bei diffusen Geisseln und zuweilen auch bei polaren weicht der Inhalt oft ohne Rest von den Geisseln zurück (p. 75). Niemals ist Einziehung der Geisseln zu sehen, einen

solchen Anschein erweckende Bilder (Spirillum, p. 43) erklären sich anders.

Minderwerthige Nährlösungen, in denen der Heubacillus oft unbeweglich ist, verhindern die Entwickelung der Geisseln keineswegs; die Unbeweglichkeit beruht auf einer Starre der Geisseln. In besseren Nährlösungen ist der Heubacillus Anfangs stets beweglich (p. 51—56).

Gehalt der Nährlösung an Neutralsalzen (2—5 % NH_4Cl, 5—9 % NaCl, 5—11 % KCl, 10 % KNO_3) unterdrückt beim Heubacillus die Entwickelung der Geisseln nicht, ruft aber zuweilen, nicht immer, Geisselstarre hervor. Die Bewegung unterbleibt deshalb in solchen Kulturen manchmal, trotzdem dass Geisseln in typischer Schönheit sich entwickelt haben (p. 60—67).

Durch fortgesetzte Kultur in salzreichen Lösungen (4 oder 5 % NH_4Cl) gelingt es trotz anhaltender Geisselstarre nicht, die Entwickelung der Geisseln zu unterdrücken (p. 63).

Als Grenzconcentration für das Wachsthum des Heubacillus wurden bestimmt: 8 % NH_4Cl (= 15 % KNO_3), 12 % NaCl (= 20,5 % KNO_3), 14 % KCl (= 18,8 % KNO_3), 21 % KNO_3 (p. 67).

Die in salzreichen Lösungen erwachsenen starren Geisseln sind oft empfindlicher gegenüber der Präparation als sonst und rufen dadurch leicht Täuschungen hervor (p. 63, 77).

Giftige Zusätze (0.1 % Carbolsäure, 0.1 % Picrinsäure) veranlassen ebenfalls beim Heubacillus Starre der Geisseln, vermögen aber ihre Entwickelung nicht zu unterdrücken (p. 69).

Die Geisseln sind die Bewegungsorgane der Bakterien; ihr Inhalt unterhält nicht, wie früher vermuthet wurde, durch Druckschwankungen und Contractionen die Bewegung (p. 71)

Wladimiroff's Grenzconcentrationen sind nicht Werthe für die Plasmolyse des Inhaltes, wie der Autor vermuthet, sondern Werthe für die Geisselstarre in wasserentziehenden Salzlösungen. Durch die Versuche Wladimiroff's kann die von ihm aufgeworfene physikalisch-chemische Frage nicht gefördert werden (p. 72, 76).

Wie die Bewegung der Geisseln bei den Flagellaten, der Cilien bei den Infusorien, der Wimpern an den Flimmerepithelien, ist auch die Geisselbewegung der Bakterien zwar nicht unab-

hängig vom Protoplasten, aber besteht doch fort, wenn dessen Zusammenhang, z. B. durch Plasmolyse gestört ist. Es genügt hier, ebenso wie bei den Theilen und Fetzen zerdrückter Infusorien, ein kleiner, an der Geisselbasis hängenbleibender Rest zur Fortsetzung der Bewegung (p. 73—75).

Infusorien (Stylonychia) kann man, anstatt des üblichen Zerdrückens und Zerschneidens, sehr bequem dadurch in Stücke zertheilen, dass man sie in 5 % Rohrzucker- oder 1 % Salpeterlösung überträgt. Nach einiger Zeit platzen die Infusorien, zerreissen in verschieden grosse Stücke, deren Wimpern lebhaft weiterschlagen (p. 73).

Starre der Bakteriengeisseln, ähnlich der Wimperstarre an Flimmerepithelien, wird durch verschiedene Umstände hervorgerufen, z. B. durch Sauerstoffmangel, durch saure Reaction, durch hohen Salzgehalt, durch Giftzusatz, durch schlechte Ernährung. Durch Beseitigung des nachtheiligen Einflusses lässt sich die Starre aufheben (p. 75—77).

In schlechten Nährlösungen erwachsene unbewegliche Heubacillen verlieren die Geisselstarre, wenn ihnen ein besserer Nährstoff dargeboten wird, sehr schnell. Schon $^1/_2$ % Asparagin genügt, $^1/_2$ % Rohrzucker dagegen ist wirkungslos (p. 78).

Alle beweglichen Bakterien tragen stets Geisseln, diese sind nie fehlende Theile des Vegetationskörpers, so wie bei den Flagellaten, deren Verwandtschaft zu den Bakterien dadurch eine neue Stütze erhält. Auch der Heubacillus bildet stets Geisseln, nicht bloss, etwa nach Art der Algenschwärmsporen, nur dann, wenn ein äusserer Anstoss dazu ihn trifft; die äusseren Verhältnisse entscheiden nur darüber, ob sich die Geisseln auch wirklich bewegen können oder nicht (p. 79).

Die Geisseln der Bakterien lassen sich in zwei Gruppen eintheilen, polare und diffuse.

Die polaren sitzen immer nur an einem Punkte, gewöhnlich am Ende der Zelle (Vibrio, Spirillum Undula etc.), seltener an der Seite (Spirillum sputigenum, Cladothrixschwärmer); die diffusen Geisseln sind über die ganze Zelle vertheilt (Typhus, Heubacillus etc.) (p. 84—87).

Unter den polaren Geisseln sind polare Einzelgeisseln (Vibrio, Chromatium) und polare Geisselbüschel (Spirillum, Cladothrix,

Bacterium Termo etc.) zu unterscheiden. Die Zahl der zum Büschel vereinigten Geisselfäden ist für die verschiedenen Arten charakteristisch (p. 84—87).

Bei der Herstellung der Ausstrichpräparate für die Beizung erleiden die Geisseln mancherlei Veränderungen, die als Abwerfen, Einrollung, Verquellung zu bezeichnen sind (p. 87—96).

Ausserdem kommt hinzu, dass die Geisseln nicht immer dieselbe Empfindlichkeit besitzen, diese zuweilen krankhaft gesteigert erscheint (p. 90).

Abgeworfene Geisseln kommen oft in Unmassen vor, besonders bei diffuser Anordnung. Sie verquellen oft sehr schnell bis zur Unkenntlichkeit und Unfärbbarkeit, schon in $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde. Hieraus erklärt es sich, dass trotz lebhaftester Bewegung der Kulturen in den Präparaten fast keine einzige Geissel zu finden ist. Viele Misserfolge mit der Beize sind nicht einer ungenügenden Beschaffenheit dieser, sondern der Empfindlichkeit der Geisseln zuzuschreiben (p. 87—96).

Eingerollte Geisseln erscheinen als kleine Ringe, die oft in schaumiger Häufung die Bakterien umgeben (Typhus, Heubacillus etc.) (p. 92).

Die Geisseln der Bakterien stimmen in dieser Empfindlichkeit gegenüber der Präparation vollkommen mit den Geisseln der Flagellaten überein.

Während lebend abgeworfene Geisseln sehr schnell verquellen, unterliegen todte Geisseln, die mit sammt ihren Bacillen abgestorben sind, in den Kulturen einer sehr langsamen Zersetzung (p. 97—100).

Oft bleiben die Geisseln bis zuletzt übrig, nachdem der Inhalt und die Haut des Bacillus schon zerstört sind. Solche Zersetzungsstadien rufen den Anschein hervor, als ob der Bacillus durch parasitisch ansitzende Spirillen (die Geisseln) vernichtet worden wäre (p. 98).

Auch künstlich getödtete Flagellatengeisseln verlieren die Quellbarkeit und werden nur sehr langsam durch Fäulnissbakterien zerstört (p. 97).

Die leichte Quellbarkeit der Geisseln hat zur Folge, dass diese, auch wenn sie nicht abgeworfen sind, in den Präparaten stets dicker sind als in Wirklichkeit. In die Länge strecken sich

verquellende Geisseln nicht, da die Quellung, ebenso wie bei den Härchen der Flimmerepithelien, nur in der Querrichtung stattfindet.

Die Geisseln werden nicht als zarte Protoplasmafäden augenblicklich hervorgestreckt, sondern wachsen zwar schnell, aber doch in einem solchen Tempo hervor, dass einzelne Phasen ihrer Entwickelung sich fixiren lassen (Sporenkeimung von Bacillus subtilis; Theilung von Spirillum Undula, p. 100—110).

Bei der Sporenbildung werden die Geisseln nicht eingezogen, sondern bleiben sitzen (Bacillus Solmsii, Plectridium paludosum, Clostridium butyricum, p. 110—112).

Die Sporen des Heubacillus entstehen gewöhnlich in den geissellosen Stäbchen der Haut, nur ausnahmsweise auch in begeisselten (p. 111).

Die Involutionsformen des Heubacillus tragen keine Geisseln, da diese schon vor der Involution sehr empfindlich sind und in den Kulturen abgeworfen werden. Es ist aber sicher anzunehmen, dass bei anderen Bacillen auch an den Involutionsformen die Geisseln sich erhalten (p. 112—115).

Durch Zusammendrehung benachbarter Geisseln entstehen kleine Zöpfe, die bei sehr dichtem Wuchs durch Verwickelung der Geisseln vorbeischwärmender Individuen zu riesigen Dimensionen heranwachsen können. In geeigneten Nährlösungen kann man beim Heubacillus fast mit Gewissheit Zopfbildung herbeiführen (p. 116—121).

Cladothrix dichotoma bildet unter Umständen Schwärmer, Gonidien, die seitlich einen Büschel von Geisseln tragen. Die Befreiung dieser Schwärme aus der Scheide geschieht entweder dadurch, dass diese sich auflöst, oder dadurch, dass die Glieder einzeln oder in Ketten herauswandern (p. 122—125).

Die Geisseln der Bakterien sind, ebenso wie die Geisseln der Flagellaten, die Cilien der Infusorien, die Wimpern der Flimmerepithelien, weder herausstreckbare und wieder einziehbare Protoplasmafäden, noch leblose Anhängsel der Haut, die vom Protoplast bewegt werden. Die Substanz der Geisseln besitzt eigenes Leben, eigene Contractilität und Quellbarkeit, die durch tödtliche Eingriffe vernichtet werden können. Mit dem Protoplast,

als dessen Theile die Geisseln zu betrachten sind, hängen sie morphologisch wohl nur noch locker zusammen, jedoch ist das kleine Restchen, welches bei der Plasmolyse oft an der Geisselbasis hängen bleibt, sicher als ein Zeichen eines solchen morphologischen Zusammenhanges anzusehen (p. 125—130).

Es empfiehlt sich, neben der bisherigen physiologischen Diagnostik der Bakterien, auch eine morphologische zu versuchen und hierauf eine neue Nomenclatur und Systematik zu begründen (p. 131).

Für die Stäbchenbakterien liefern die Geisseln und die Gestalt der sporenhaltigen Zellen brauchbare Merkmale (p. 134).

Die Namen Bacillus, Paracloster, Paraplectrum, Arthrobacter; Bactrinium, Clostrinium, Plectrinium, Arthrobactrinium; Bactrillum, Clostrillum, Plectrillum, Arthrobactrillum; Bactridium, Clostridium, Plectridium, Diplectridium, Arthrobactridium würden als leicht verständliche Gattungsnamen, in denen das Stammwort die Gestalt der Sporenstäbchen, die Diminutivendung die Art der Geisseln kennzeichnet, zu empfehlen sein (p. 136—138).

Erklärung der Abbildungen.

Die Zeichnungen für die lithographischen Tafeln sind von mir selbst angefertigt worden, nur Fig. 18, Taf. II wurde von Herrn Dr. Klemm gezeichnet. Die Vergrösserung ist bei allen Bildern die gleiche, apochromat.-homog. Immersion von Zeiss, 2 mm Brennweite und apochromat. Ocular XII, ungefähr 1500 fach. Die photographischen Aufnahmen hat mein Freund, Herr Dr. Georg Schmorl, Prosector am Stadt-Krankenhaus in Dresden ausgeführt. Auch an dieser Stelle möchte ich dem Genannten meinen herzlichsten Dank für seine werthvolle Unterstützung aussprechen.

Tafel I.

Fig. 1—11. Spirillum Undula.

Präparations-Plasmolyse und Geisselentwickelung bei der Theilung. (Vergl. p. 25 bis 29 und p. 102.)

Die dunkleren Abschnitte stellen den in verschiedener Weise contrahirten und durchgeschnürten Protoplasten dar, die helleren die freigelegten Wandstücken, die durch die Geisselbeize sich stärker färben als sonst. Diese Stellen enthalten kein Protoplasma mehr.

Fig. 1. Ein typisches Spirillum, noch ohne Vorbereitung zur Theilung; nur an einem Ende mit Geisseln.

Fig. 2. Ein ebensolches Individuum, nur mit anderer Durchschnürung des Inhaltes, von dem nur ein kleiner Theil in dem geisseltragenden Ende zurückgeblieben ist.

Fig. 3. Entwickelung des neuen Geisselbüschels, der eben hervorsprosst.

Fig. 4. Aehnlich wie Fig. 3, nur ohne Präparations-Plasmolyse und mit etwas weiter entwickelten Geisseln.

Fig. 5. Späteres Theilungsstadium mit scharfer Plasmolyse; die Hauptmasse des Inhaltes ist in das Ende mit dem alten Geisselbüschel zurückgetreten, nur ein kleiner Rest ist an der Basis der jungen Geisseln hängen geblieben. Die Zelle hat sich deutlich verlängert.

Fig. 6. Nächstes Stadium, die neuen Geisseln sind fertig, der Inhalt ist zufällig in zwei gleiche Theile durchgeschnürt.

Fig. 7. Weiteres Stadium, die Zelle hat jetzt sich zum neuen zweiten Halbkreis umgebogen. In dem einen Ende ist nur eine Spur von Protoplasma an der Geisselbasis zurückgeblieben.

Fig. 8. Ein neues, noch zusammenhängendes Pärchen, schwache Plasmolyse links.

Fig. 9. Schwache Präparations-Plasmolyse eines in Theilung begriffenen Spirillum; der zurückweichende Protoplast ist durch schmale Brücken noch mit dem an der Geisselbasis fester haftenden Rest verbunden. (Vergl. p. 43.)

Fig. 10. Etwas stärkere Plasmolyse, ohne solche feine Verbindungsbrücken wie Fig. 9.

Fig. 11. Vorgerücktes Theilungsstadium, ähnlich Fig. 7, Verhalten bei der Plasmolyse veranschaulichend, die Zustände der Fig. 9 und 5 an demselben Individuum zeigend; in dem einen Ende ist der Zusammenhang des Protoplasten und seines an der Geisselbasis verbleibenden Restes unterbrochen, im anderen noch durch eine seitliche Protoplasmabrücke erhalten. Der Protoplasmarest hier kaum erkennbar.

Fig. 12. Chromatium Okenii. Geissel ohne jede äussere Gliederung und n neren feinen Bau.

Fig. 13—16. Cladothrix dichotoma.

Schwärmerbildung. (Vergl. p. 122.)

Die Scheide ist blass gehalten.

Fig. 13. Ende eines Fadens mit aufgelockerter, theilweise entleerter Scheide, das Endglied mit zum Zopf verflochtenem lateralen Geisselbüschel.

Fig. 14. Verzweigungsstelle mit einem kurzen, am Ende einen Schwärmer abgliedernden Aste und einem längeren Zweige, der, eben im Begriff einen neuen Ast zu bilden, sich in Schwärmer auflöst. Die Scheide ist stark aufgelockert.

Fig. 15. Eine kurze Schwärmerkette, auf dem Deckglas mit 0,5 % Salpeter plasmolysirt, der Inhalt ist bipolar durchgeschnürt, die Geisselbüschel nicht eingezogen.

Fig. 16. Zweigende, aus der Scheide hervorragend mit Geisselbüscheln an den meisten Gliedern.

Tafel II.

Fig. 1—20. Bacillus subtilis. (Bactridium subtile.)

Fig. 1—9. Entwickelung der Geisseln bei der Sporenkeimung in Heuinfus bei 30°. (Vergl. p. 103.)

Fig. 1. Keimende Spore, 6½ Stunden nach der Aussaat, keine Geisseln an dem Keimstäbchen.

Fig. 2. Keimkette mit leerer Sporenhaut, ebenfalls 6½ Stunden nach der Aussaat, keine Geisseln.

Fig. 3. Gruppe von drei Stäbchen aus demselben Präparat wie Fig. 1 u. 2, die Geisseln sind schon fast zu endgültiger Länge herangewachsen.

Fig. 4. Dieselbe Kultur, 7½ Stunden nach der Aussaat.

Fig. 5. Bacillengruppe, 8¾ Stunden nach der Aussaat, die Geisseln sind vollständig entwickelt, genau so wie in folgender Figur.

Fig. 6. 22 Stunden nach der Aussaat.

Fig. 7. Aus einer anderen Kultur, 22 Stunden nach der Aussaat; jüngster, überhaupt beobachteter Entwickelungszustand der Geisseln.

Fig. 8 u. 9. Aus einer anderen Kultur, 7¼ Stunden nach der Aussaat; zeigen zarte Geisseln; die Gruppe der Fig. 9 würde lebend jedenfalls Schwimm- und Lostrennungsversuche gemacht haben.

Fig. 10. Unbewegliche Kette mit dichtem Geisselbesatz, aus Heuinfus + 0,1 % Picrinsäure. Dieselben Zustände finden sich auch in Infus + 0,1 % Carbolsäure. (Vergl. p. 69.)

Fig. 11. Kräftiger Bacillus von Agar (dessen Zusammensetzung siehe p. 93) mit kleinen Zöpfen.

Fig. 12—14. Einrollung der Geisseln. (Vergl. p. 92.)

Derselbe Agar wie Fig. 11.

Fig. 12. Ausgestreckte und zu Ringen eingerollte Geisseln an demselben Stäbchen.

Fig. 13. Zwei Stäbchen mit gänzlich eingerollten Geisseln. Bei dem längeren ist der Geisselbehang noch vollständig, bei dem kürzeren durch theilweises Abwerfen stark gelichtet.

Fig. 14. Frei herumliegende Ringe eingerollter Geisseln und theilweise eingerollte Geisseln.

Fig. 15—18. Verquellung abgeworfener Geisseln. (Vergl. p. 95.)

Nährlösung: 3 % Pepton, 1 % Traubenzucker, 0,5 % Liebig'schen Extract, 4 % Chlorammonium.

Alle Figuren aus demselben Präparat.

Fig. 15. Pärchen mit vollständigem Geisselbehang, die einzelnen Fäden schwach aufgequollen, der gewöhnliche Zustand in den Präparaten. Dieses Bild veranschaulicht auch die Kürze der Zellen, woraus die undeutliche Plasmolyse des Bacillus subtilis sich erklärt (p. 32).

Fig. 16. Abgeworfene, schwach verquollene Geisseln.

Fig. 17. Abgeworfene, stark verquollene, nur noch schwach gefärbte Geisseln. Die Quellung erfolgt nur in der Querrichtung, weshalb die Geisseln zwar erheblich dicker, aber nicht länger werden.

Fig. 18. Partielle Verquellung abgeworfener Geisseln, deren Oberfläche stellenweise stark verquollen und wolkig hervorgetrieben ist; der unverquollene mittlere Theil der Geisseln ist noch stark gefärbt.

Fig. 19 u. 20. Involution.

Nährlösung: 1 % Salmiak, 2 % Traubenzucker, 0,5 ‰ Nährsalze; schwach sauer.

Fig. 19. Normales Stäbchenpaar mit theilweise noch ansitzenden, theilweise abgeworfenen Geisseln. Kultur zwei Tage alt.

Fig. 20. Involutionsform aus derselben Kultur wie Fig. 19, aber vier Tage alt. Geisseln fehlen.

Tafel III.

Fig. 1—8. Bacillus subtilis. (Bactridium subtile.)

Aus reinem Heuinfus.

Fig. 1. Stäbchen mit vollständigem Geisselbehang, dessen Fäden in gewöhnlicher Weise schwach verquollen sind; erster Kulturtag.

Fig. 2. Stäbchen mit stark gebogenen Geisseln, während starker Contraction durch Eintrocknen fixirt.

Fig. 3. Einige Stäbchen, deren Geisseln bis auf vereinzelte abgeworfen worden sind. Zweiter Kulturtag.

Fig. 4. Zersetzungsstadium eines abgestorbenen Bacillus mit wohl erhaltenen Geisseln, der Zellkörper bereits stark zerfallen; zweiter Kulturtag (p. 97).

Fig. 5. Vorgeschrittene Zersetzungsstadien aus demselben Präparat wie Fig. 4, von den Stäbchen sind nur noch einige Körnchen übrig, die Geisseln sind in dem einen Exemplar bis auf zwei verschwunden (p. 98).

Fig. 6. Anfangsstadium des Absterbens, der Umriss des Bacillus ist noch scharf, die Haut noch nicht angegriffen, der Inhalt bis auf einige Körnchen verschwunden; zweiter Kulturtag.

Fig. 7. Anderer Verlauf der Zersetzung, die Haut ist noch intact, aber entleert, Geisseln bis auf drei kurze Reste verschwunden.

Fig. 8. Seltener Fall: Sporenhaltige Stäbchen mit Geisseln. Die sporenbildenden Ketten der Haut tragen keine Geisseln (p. 110).

Fig. 9. Aus Geisseln zusammengedrehter Zopf; Bacillus subtilis in 3 % Pepton, 1 % Traubenzucker, 0,5 % Liebig'schen Extract und 4 % Chlorammonium; 4—5 Tage alte Kultur (p. 118).

Fig. 10 u. 11. Bacterium Termo (Bactrillum Pseudotermo).

Fig. 10. Eiförmige Zellen mit vollständigen und unvollständigen Geisselbüscheln. (1 % Asparagin + 3 % Traubenzucker.)

Fig. 11. Präparations-Plasmolyse, links hat sich der Inhalt ganz in das geisseltragende Ende zurückgezogen, rechts in die Mitte der Zelle, an der Basis des zum Zopf zusammengedrehten Geisselbüschels eine Spur Protoplasma zurücklassend. (0,5 % Asparagin + 0,25 % salpeters. Ammon + 1 % Glycerin.)

Fig. 12. Choleravibrio. (Agar: 1 % Pepton, 1 % Traubenzucker, 0,5 % Liebig's Extract.) Kultur 18 Stunden alt. Auf dem Deckglas mit 0,5 % Kochsalz plasmolysirt, in beiden Zellen war bipolare Durchschnürung des Inhaltes eingetreten, die Geissel nicht eingezogen.

Fig. 13 u. 14. Typhusähnlicher Wasserbacillus. (Bactridium typhoideum.)

Fig. 13. Verschiedene Stadien der Geisseleinrollung: *a* eingerollte und ausgestreckte Geisseln an denselben Stäbchen; *b* fast alle Geisseln eingerollt; *c* alle Geisseln bis auf eine abgeworfen und diese eingerollt; *d* zum Ring eingerollte, abgelöste Geissel (p. 93). Nährlösung: Heuinfus + 4,9 % schwefelsaures Ammon.

Fig. 14. Bacteroïden ähnliche, geissellose Involutionsformen aus Infus + 4 % Salmiak; 3—4 Tage alte Kultur (p. 115).

Fig. 15. Spirillum sputigenum.

Aus einem Präparat aus Zahnschleim.

a Zwei typische Individuen ohne Theilung, mit einem lateralen Geisselbüschel.

b Ebenso wie *a*, aber die Geisseln zu einem Zopf zusammengedreht.

c Theilungsstadium, nahe dem andern Ende ist ein zweiter lateraler Geisselbüschel hervorgesprosst.

d Einrollung der Geisseln, nachdem eine grosse Zahl bereits abgeworfen worden war.

e Einrollung der freien Enden zum Zopf zusammengedrehter Geisseln, die kleinen Ringe bedecken den Zopf seiner ganzen Länge nach.

f Frei herumliegende, ganz oder theilweise eingerollte Geisseln.

Fig. 16. Typhusbacillus. Auf dem Deckglas mit 2,5 % Salpeter plasmolysirt und dann gebeizt (p. 24). Verhalten diffuser Geisseln bei der Plasmolyse, durch die Contraction des Protoplasten wird seine Berührung mit vielen Geisseln ganz aufgehoben. Die vom Inhalt entleerten Abschnitte der Zellhaut sind in Folge der Entspannung etwas eingesunken.

Fig. 17 u. 18. Bacillus fluorescens longus. (Bactrillum fluorescens longum.)

Fig. 17. Abgestorbenes Kettchen von fünf Tage altem Agarbeleg, die Haut ist noch intact, die Umrisse deshalb scharf, Geisseln theilweise noch wohl erhalten; Inhalt bis auf wenige Körnchen gelöst (p. 98).

Fig. 18. Präparations-Plasmolyse (p. 47).

a Kette mit wohl erhaltenen Geisseln und verschiedenen Contractionen des Inhaltes.

b Zwei Stäbchen, deren Protoplasten aus dem geisseltragenden Ende ganz zurückgewichen sind.

c Theilungsstadium mit bipolarer Durchschnürung des Inhaltes.

Fig. 19. Typhusähnlicher Wasserbacillus mit zum Theil abgeworfenen Geisseln; die sitzengebliebenen in körnigem Zerfall begriffen (p. 130).

Tafel IV.

Fig. 1—4. Bacillus Solmsii. (Diplectridium Solmsii.)

Präparations-Plasmolyse. Verhalten der Geisseln und des Protoplasten bei der Sporenbildung (p. 29 und p. 111).

Fig. 1. Lang stabförmige Zelle mit plasmolytisch zerklüftetem Protoplasten, Enden noch nicht geschwollen. Die Geisseln sind theilweise abgeworfen worden, die ansitzenden auch an den Stellen mit starker Contraction des Inhaltes nicht eingezogen. Die hellen Lücken bezeichnen jene Stellen, wo der Inhalt zurückgetreten und die leere Membran allein übrig geblieben ist.

Fig. 2. Enden geschwollen, als erstes Zeichen der herannahenden Sporenbildung; Inhalt sehr schön plasmolysirt, Geisseln fast vollständig erhalten.

Fig. 3. Neue Sporen in den geschwollenen Enden, Stäbchen hantelförmig. Plasmolyse und Geisseln ähnlich der vorigen Figur.

Fig. 4. Endstadium, Sporen reif, Inhalt aus dem Stäbchen verschwunden, nur die leere, in Folge der Beizung stärker gefärbte Haut ist übrig geblieben; einige Geisseln sitzen noch an.

Fig. 5—7. Plectridium paludosum.

Verhalten der Geisseln bei der Sporenbildung.

Fig. 5. Gewöhnliches cylindrisches Stäbchen, Inhalt homogen, nicht plasmolysirt; Geisselbehang intact.

Fig. 6. An einem Ende schwach geschwollenes und hier die Spore bildendes Stäbchen; Geisseln nicht eingezogen.

Fig. 7. Spore reif, der übrige Theil der Zelle leer, nur die Haut und die absterbenden Geisseln sind übrig geblieben.

Fig. 8—10. Clostridium butyricum (Prażmowski).

Fig. 8. Gewöhnliches Stäbchen mit üppigem diffusen Geisselbehang.

Fig. 9 u. 10. Zwei spindelförmige Stäbchen mit Sporen, die in dem granulosefreien Ende liegen. Diffuse Geisseln nicht eingezogen.

Fig. 11. Bactridium buccale. Eine Stäbchenbakterie mit diffusen Geisseln aus dem menschlichen Munde.

Tafel V.

Die Herstellung der Photogramme verdanke ich Herrn Dr. Georg Schmorl. Die Vergrösserung ist 1000.

Fig. 1. Typhusbacillus, mit 1 % Salpeter auf dem Deckglas plasmolysirt (p. 20). Die dunklen Stellen entsprechen dem contrahirten Inhalt, die leere Haut und der ganze Umriss der Bacillen tritt scharf hervor. In einigen Stäbchen ist der Protoplast bipolar durchgeschnürt, es haben sich „Polkörner" gebildet. In anderen Stäbchen ist der Inhalt von beiden Enden zurückgewichen und hat sich nach der Mitte zu einem einzigen Körper zusammengezogen. Ein Stäbchen (rechts unten) zeigt unipolare Plasmolyse. In diesem Zustande würden die Typhusbacillen sich noch lebhaft bewegt haben.

Fig. 2. Vibrio der asiatischen Cholera; auf dem Deckglas mit 1 % Salpeter plasmolysirt. Die kleinen, gekrümmten Stäbchen sind nicht homogen, sondern unterbrochen gefärbt, entsprechend den Contractionen und Durchschnürungen des Inhaltes.

Fig. 3. Spirillum Undula, auf dem Deckglas mit 0,5 % Salpeter plasmolysirt und mit alkoholischer Fuchsinlösung gefärbt. Der Inhalt ist in verschiedener Weise plasmolytisch zerklüftet, die Geisseln sind schwach, aber deutlich zu sehen. Gebeizte Präparate liessen zwar die Geisseln viel schärfer hervortreten, eigneten sich aber wegen der starken Wandfärbung nicht recht zum Photographiren. Man vergleiche hierzu die Abbildungen auf Taf. I, Fig. 1 – 11.

Fig. 4. Typhusähnlicher Wasserbacillus mit eingerollten Geisseln, die wie feiner Schaum die Stäbchen umgeben (p. 93 und die Abbildungen Taf. III, Fig. 13); Heuinfus + 4,9 % schwefels. Ammon.

Fig. 5. Bacillus subtilis. Unten ein gesundes Stäbchen, oben ein bis auf ein kleines Restchen zersetztes, beide mit vollständigen Geisselbehängen (p. 98). Heuinfus.

Fig. 6. Einige beisammenliegende Stäbchen des Bacillus subtilis, deren Geisseln zu dünnen und dicken Zöpfen zusammengedreht sind (p. 117); 5 Tage alte Agarkultur.

Physiologische Untersuchungen über Callusbildung an Stecklingen holziger Gewächse.

Von

H. Tittmann.

Wenn Pflanzen durch Stecklinge vermehrt werden, so beobachtet man in der Regel, dass aus der unteren Schnittfläche des Stecklings allmählich ein Wulst, der sogenannte Callus, hervorwächst. Derselbe ist bekanntlich ein Gewebe, welches aus dem Cambium oder auch aus Dauergeweben seinen Ursprung nimmt und zunächst die Wunde verschliesst, später aber auch Organe produciren kann.

Die Literatur über unsern Gegenstand ist keine zahlreiche. Die umfangreichste und gründlichste Arbeit verdanken wir Stoll (Botan. Zeitg. 1874, p. 736 ff.). In seiner Abhandlung ist auch die ältere Literatur angeführt; deshalb will ich sie hier übergehen.

Als die wichtigsten Ergebnisse seiner Untersuchungen seien folgende hervorgehoben:

Die Stecklinge krautiger Pflanzen bilden keinen Callus, sondern dicht über der Schnittfläche des Stecklings differenzirt sich eine derselben parallele Korkschicht, die die Gewebe abschliesst. Die Stecklinge holziger Pflanzen dagegen produciren einen Callus, welcher die Wunde verschliesst. Die Production desselben geht hauptsächlich vom Cambium aus. Es kommt aber je nach verschiedenen Pflanzen auch allen übrigen lebenden Gewebeschichten, ausser Holz-, Hartbast- und Epidermiszellen, die Fähigkeit zu, am Aufbau des Callus mitzuwirken.

Die Entstehung des Callus beginnt mit dem Vorwölben der untersten, unversehrten Zellen. Dann erfolgt eine Streckung

parallel zur Längsachse und das Auftreten von Querwänden. Diese Neubildungen der verschiedenen Gewebeschichten vereinigen sich unter der Schnittfläche zu einem zusammenhängenden Complex, dem Callus, der in Zellform und Anordnung mit dem alten Gewebe des Stecklings zunächst durchaus keine Aehnlichkeit hat. Erst im späteren Verlauf wird eine theilweise Uebereinstimmung hervorgerufen und zwar mittelst der in dem Callusgewebe entstehenden Meristeme. Das eine producirt Kork, das andere Holz und Rinde. Die im Callus differenzirten Gewebe schliessen sich den entsprechenden des Stecklings an.

Die Bildung von Wurzeln findet nicht im neu gebildeten, über die Schnittfläche herausgetretenen Callus statt, sondern unmittelbar über der Schnittfläche oder in noch höher gelegenen Regionen, die an der Callusbildung keinen unmittelbaren Antheil nehmen.

Wie aus den angeführten Thatsachen ersichtlich ist, handelte es sich bei Stoll's Untersuchungen vorwiegend um den anatomischen Bau des Callus. Er hat die beiden Fragen beantwortet: Aus welchen Geweben entsteht der Callus und welche Differenzirungen gehen in ihm vor?

Die physiologische Bedeutung des Callus für die Pflanze wird nur gestreift. Dieselbe findet jedoch eine eingehende Erörterung in den Handbüchern der Pflanzenkrankheiten von Frank und Sorauer.

Sie lässt sich kurz dahin zusammenfassen: Die durch die verschiedensten Ursachen (Frost, Blitz, Thiere etc.) erzeugten Wunden an Holzgewächsen werden gegen äussere ungünstige Einflüsse von Callus zunächst abgeschlossen, aus welchem dann die verloren gegangenen Gewebe regenerirt werden. So wird durch seine Vermittelung eine vollständige Heilung der Wunde erzielt. Dieselbe erfolgt sowohl an der Achse wie an der Wurzel.

In Bezug auf die Wurzel hat Prantl[1]) einen interessanten Beitrag geliefert. Er fand nämlich, dass aus dem Callus eine vollständige Regeneration der Wurzelspitze erfolgt, wenn letztere in einer Länge von 1—2 mm abgeschnitten wurde. Die neu erzeugte Wurzelspitze war fähig, weiter in die Länge zu wachsen.

---

1) Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln, Würzburg 1873.

Der Callus ist aber nicht nur fähig, verloren gegangene Gewebe zu ersetzen, sondern besitzt in manchen Fällen die Fähigkeit, Organe zu produciren. Auf diese Erscheinung hat wohl zuerst Vöchting[1]) vom wissenschaftlichen Standpunkte aus aufmerksam gemacht. Er beobachtete bei seinen Versuchen über die Organbildung an Zweigstecklingen der Weide, dass aus dem Callus der basalen Schnittfläche nicht selten eine oder selbst mehrere Wurzeln hervorgingen. An Wurzelstecklingen von Populus dilatata sprossten aus dem basalen Callus zahlreiche kleine Adventivknospen hervor, die dicht nebeneinander standen und zu langen vergeilenden Trieben emporwuchsen.

Der basale Callus an Zweigstecklingen erzeugte also Wurzeln, während dagegen der basale Callus an Wurzelstecklingen Sprosse bildete.

Auch Wiesner[2]) beobachtete die Bildung von Organen aus dem Callus. Die Wurzel von Taraxacum officinale producirte aus demselben Adventivsprosse und zwar — ebenso wie bei Populus dilatata — aus dem Callus der basalen Schnittfläche.

Ferner sah er an knospenlosen Zweigstecklingen adventive Sprosse aus dem Callus entstehen.

Bei Beurtheilung der physiologischen Bedeutung des Callus führt Wiesner einen neuen Gesichtspunkt ein, indem er die Callusbildung als Bedingung für Vermehrung der Pflanzen durch Zweigstecklinge hinstellt. „Es ist nämlich zur Fortpflanzung durch Theile einer höheren Pflanze nicht nur erforderlich, dass fortbildungsfähige Organe, beziehungsweise derlei Gewebe vorhanden sind, sondern diese müssen sich auch in Zuständen befinden, welche die Ausbildung eines bestimmten Gewebes, des Callus, ermöglichen, innerhalb welchen Gebildes die Anlage der neuen Organe, z. B. der Wurzeln eines Zweigstecklings, erfolgt.“ Die Bildung des Callus ist deshalb nöthig, weil in den Vegetationszellen der Phanerogamen viel zu wenig Keimplasma vorhanden ist, als dass sie direct zu secundären Embryonalzellen (Adventivanlagen) werden könnten. „Es muss vielmehr ein mehr

1) Organbildung, I, 1878.

2) Die Elementarstructur und das Wachsthum der lebenden Substanz, Wien 1892, p. 86 ff.

oder minder reichlicher Zelltheilungsprocess erst eine locale Vermehrung des Keimplasma herbeiführen. Wird ein Callus gebildet, so sieht man zuerst an der Schnittwunde der Theilstücke ein Folgemeristem entstehen, welches sich unter Ausbildung einzelner protoplasmareicher Theilungszellen in ein Dauergewebe umwandelt. Diese sind nun erst die Ausgangspunkte der Adventivbildungen, sie sind dasjenige, was wir als secundäre Embryonalzellen bezeichnen."

Der Callus ist aber nicht nur der Heerd für die Adventivbildungen, sondern Wiesner betrachtet ihn weiterhin auch als Nährgewebe der Keimanlage. „Denn gleich der befruchteten Eizelle ist auch die secundäre Embryonalzelle nicht befähigt, sich selbstständig, d. i. unabhängig von dem mütterlichen Organismus weiter zu entwickeln. Wie die erstere durch das Endosperm und wohl auch durch andere Gewebe der Samenknospe und überhaupt der Mutterpflanze genährt wird, so muss auch die secundäre Embryonalzelle einen Substanzzufluss von Seiten jenes Organes erfahren, in dem sie entsteht."

Im Anschluss an Wiesner's Ideen hat Rechinger[1]) in seinen „Untersuchungen über die Grenzen der Theilbarkeit im Pflanzenreiche" der Callusbildung ein besonderes Capitel gewidmet. Seine Abhandlung bestätigt und erweitert die Ausführungen Wiesner's.

Als Zweck der Callusbildung stellt R. hin, wie folgt: Der Callus dient 1. zur Wundheilung (Schutz vor zu grosser Transpiration); 2. zur Ernährung der aus demselben entstehenden Organe; 3. als assimilirendes Gewebe (da in manchen Fällen der C. ergrünte); 4. als nothwendiges Uebergangsgewebe zwischen dem Zellgewebe der fertigen Pflanze und dem neu anzulegenden Organe.

Ausserdem sei als besonders bemerkenswerth noch Folgendes hervorgehoben:

Manche Pflanzen (Coniferen, neuholländische Eriken nach Sorauer, Wurzelstücke von Beta vulgaris nach Rechinger) produciren aus dem Callus nur dann Wurzeln, wenn derselbe

---

1) Verhandlungen der k. k. zool.-bot. Gesellschaft in Wien, Jahrg. 1893, p. 310.

durch Einschneiden verletzt wird. Die Bildung der Wurzeln aus dem Callus von Wurzelstecklingen der Armoracia rusticana geschieht exogen.

Dies ist in grossen Zügen der Gang der bisherigen Untersuchungen über die Callusbildung. Was im Einzelnen aus der Literatur noch zu erwähnen wäre, soll bei passender Gelegenheit eingeflochten werden.

Die folgenden Untersuchungen, ein weiterer Beitrag zur Callusbildung, sind im botanischen Laboratorium der Universität Leipzig auf Anregung und unter Leitung des Herrn Geheimrath Prof. Dr. Pfeffer ausgeführt worden. Ihm spreche ich für seine bereitwillige Unterstützung hiermit meinen herzlichsten Dank aus.

Vorbemerkung.

Ehe ich in die Besprechung meiner Versuche eintrete, sei Einiges über deren Ausführung vorausgeschickt. Die vorliegende Arbeit ist entstanden im Anschlusse an eine kleine Untersuchung, welche ich über das Abwerfen der Wurzeln von Azolla filiculoides anstellte[1]). Die durch das Abstossen der Wurzel hervorgerufene Wunde führte zu der Frage nach der Vernarbung der Wunden überhaupt und, da dieselbe bei vielen Pflanzen durch Vermittelung eines Callus vor sich geht, nahm dieser fernerhin mein ganzes Interesse in Anspruch.

Zunächst kam es darauf an, ein geeignetes Object für unsere Untersuchungen zu ermitteln. Zu diesem Zwecke wurde eine grosse Anzahl Stecklinge der verschiedensten Holzgewächse in feuchten Sand gesteckt und die Callusbildung beobachtet. Als das günstigste Object erwies sich Populus pyramidalis und Populus nigra. Der Callus war hier am schnellsten und üppigsten gewachsen. In der Folge wurde nun ausschliesslich mit den beiden genannten Species operirt. Die Versuche wurden in den Monaten Februar, März, April, Mai ausgeführt, zu einer Zeit, in der die Zweige reichlich erfüllt sind mit Reservestoffen und nach der winterlichen Ruhe besonders disponirt sind, energisch zu treiben,

1) Vergl. Pfeffer, Tübinger Untersuchungen, II, p. 213.

sobald sie unter günstige Bedingungen gebracht werden. Das Alter der benutzten Zweige war verschieden; es betrug 2—5 Jahre. Innerhalb dieser Altersgrenzen war ein Unterschied in der Intensität der Callusbildung nicht zu bemerken. Die Zweige wurden in 25—30 cm lange Stücke zerschnitten. Jedes Zweigstück besass also zwei Schnittflächen, die zum Theil horizontal, zum Theil schräg lagen. Ihre Richtung ist für die Callusbildung gleichgültig. Die so hergestellten Stecklinge waren meist ohne Knospen, da die Schösslinge decapitirter Pyramidenpappeln an ihrem Basaltheile eine lange Strecke aufwärts in der Regel knospenlos sind. Ihre Kultur geschah im geheizten Zimmer oder im Warmhause.

I. Grundlegende Versuche.

1. Versuchsreihe.

Zu den nun folgenden Versuchen stellte ich mir eine Anzahl Stecklinge von der oben angegebenen Länge und Beschaffenheit her und pflanzte sie aufrecht in Blumentöpfe, welche mit Sand gefüllt waren. (Zum besseren Verständniss sei bemerkt: Ein Steckling steht aufrecht, wenn seine morphologische Basis nach unten, seine morphologische Spitze dagegen nach oben gekehrt ist; bei umgekehrter oder inverser Stellung würden beide entgegengesetzte Lage einnehmen.) Die Zweigstücke wurden bis zur Hälfte und darüber in den Sand gepflanzt. Doch zuvor wurden die beiden Schnittflächen derselben mit reinem Wasser abgespült, um die Entwickelung von Pilzen einzudämmen. Damit die Stecklinge an ihren freien Wundflächen nicht vertrockneten, bedeckte ich sie mit einer tubulirten Glasglocke, deren Oeffnung mit einem Wattepfropf geschlossen war. Durch diesen war es möglich, der Luft Zutritt zu gestatten und dennoch den Glockenraum feucht zu erhalten. Die Kulturgefässe standen im Warmhause am Lichte, doch so, dass sie von den Sonnenstrahlen nicht direct getroffen wurden.

Nach einigen Tagen brach aus dem Cambium des Stecklings ein schwacher Wulst hervor, der in der Folge zu einem mächtigen, weissen Gewebe anschwoll. Auch das Mark producirte einen Callus, der aber bei weitem nicht so üppig wucherte wie jener.

In einigen Fällen ergrünte der Callus, während er bei den meisten Stecklingen seine blasse Farbe behielt. Im weiteren Verlaufe erzeugte er bei fast allen Stecklingen eine grosse Anzahl Sprosse, die so dicht standen, dass sie kaum nebeneinander Platz fanden. Ja, es machte den Eindruck, als ob der Callus noch mehr Sprosse bilden würde, wenn noch mehr Raum vorhanden wäre und dass er lediglich nur den Zweck habe, der Mutterboden zahlreicher Sprosse zu sein. Ein Callus, der es nicht bis zur Sprossbildung bringt, hätte also — von diesem Gesichtspunkte aus — die letzte Stufe seiner Entwickelung nicht erreicht. Er ist in Folge äusserer oder innerer Bedingungen (trockene Luft, Mangel an Reservestoffen u. a. m.) auf einer niederen Stufe seiner Ausbildung stehen geblieben und wird nun anderweit im Dienste der Pflanze verwendet, etwa zum Verschluss der Wunde dadurch, dass er verkorkt. Nachdem die Stecklinge aus dem Callus Adventivsprosse producirt hatten, wurden die Versuche abgebrochen.

Hatte es bisher schon meine Aufmerksamkeit erregt, dass an der apicalen Schnittfläche ein so mächtiger Callus entstanden war, so wurde ich noch mehr überrascht, als ich beim Ausnehmen der Stecklinge aus dem Sande bemerkte, dass die Callusbildung an der basalen Schnittfläche gänzlich unterblieben oder doch nur schwach vor sich gegangen war. Diese Wahrnehmung war um so überraschender, da man gewöhnt ist, den Callus als eine der basalen Schnittfläche zugehörige Bildung zu betrachten, ja in ihr sogar einen Ausdruck der Polarität des Stecklings erblickt. Das basale Ende soll also in Folge der polaren Eigenschaften des Stecklings ausser Wurzeln auch einen Callus produciren. So sagt Vöchting (Organbildung, I., p. 26): „In der Regel entsteht an der basalen Schnittfläche (bei Weidenstecklingen) in der Cambialregion ein mehr oder minder kräftiger Callus; und nicht selten kommt es vor, dass auch aus diesem eine oder selbst mehrere Wurzeln hervorgehen.“ Noch entschiedener spricht sich Frank (Lehrbuch, I. Bd., p. 408) hierüber aus: „Der Steckling bildet nur an seinem organisch unteren Ende den sogenannten Callus, d. i. eine vom Cambium der Schnittfläche ausgehende wulstartige Gewebemasse, welche nicht nur die Verheilung der Wundstelle herbeiführt, sondern auch, besonders wenn sie sich in feuchter Umgebung befindet, die neue Wurzelbildung erzeugt,

wobei es gleichgültig ist, ob der Steckling in aufrechter oder verkehrter oder in sonst einer Stellung sich befindet."

Meine Versuche stehen mit diesen Ausführungen im Widerspruche. Ich werde späterhin Gelegenheit nehmen, ihn aufzuklären.

Für jetzt seien noch einige weitere Beobachtungen mitgetheilt. Bei denjenigen Stecklingen, an welchen basal ein kleiner Callus entstanden war, blieb derselbe in den meisten Fällen steril; jedoch kam es auch vor, dass aus ihm Wurzeln hervorbrachen. Ueber den Ursprung derselben kann man sich leicht täuschen lassen, da es oft vorkommt, dass Wurzeln unmittelbar über der Schnittfläche aus dem Cambium entstehen und dann den Callus durchwachsen, so dass sie diesem entsprungen zu sein scheinen. Alle Stecklinge hatten ausserdem an dem im Sande befindlichen Stück seitlich Wurzeln getrieben. Jene, welche Seitenzweige besassen und nach deren Entfernung seitliche Schnittflächen aufwiesen, bildeten auch aus diesen einen kräftigen Callus, der ebenfalls Sprosse erzeugte, obgleich der apicale Callus bereits für deren Bildung gesorgt hatte.

Einige Stecklinge besassen seitlich Narben. Diese waren über jenen Wundstellen gebildet, welche junge, abgestorbene Zweige bei ihrem Abfallen von der Hauptaxe hinterlassen hatten. Die Vernarbung hatte durch Bildung einer Korkkappe stattgefunden. Unter dieser trat im feuchten Raum ebenfalls eine callöse Wucherung ein, durch welche sie wie ein Deckel aufgehoben wurde. Die vernarbte Wunde verhielt sich in ihrer Production also genau so wie eine frische, unvernarbte. Die Folgen der Verwundung lassen also Bedingungen fortbestehen, welche erst späterhin noch Callusbildung ermöglichen.

Als von besonderer Bedeutung aus unserem ersten Versuche ist Folgendes zu beachten: Die in den feuchten Raum ragende apicale Schnittfläche aufrecht stehender Stecklinge producirt einen mächtigen Callus und aus demselben zahlreiche Adventivsprosse. Deren Bildung scheint der eigentliche Zweck des Callus zu sein. Derselbe wird auch überall erreicht, wenn äussere oder innere Bedingungen nicht hemmend entgegen wirken. Ist das letztere aber der Fall, so bleibt der Callus auf einer niederen Stufe seiner Entwickelung stehen und wird nun anderweit im Dienste

der Pflanze verwendet (zur Wundenheilung). An der im Sande steckenden basalen Schnittfläche dagegen unterbleibt die Callusbildung gänzlich oder geht doch nur spärlich vor sich. Der schwache basale Callus bleibt entweder steril oder producirt Wurzeln.

Es lag nahe, anzunehmen, dass die Bildung des basalen Callus durch den Widerstand des Sandes beeinträchtigt sei oder daran zu denken, dass der Callus eine der apicalen Schnittfläche eigenthümliche Bildung sei, vielleicht hervorgerufen durch das polare Verhalten des Stecklings. Die weiteren Versuche zeigten jedoch, dass beide Vorstellungen unzutreffend waren.

2. Versuchsreihe.

Zunächst versuchte ich über die Polarität Klarheit zu erlangen. Ich pflanzte daher eine Anzahl Stecklinge unter genau denselben Bedingungen wie beim ersten Versuche in Sand ein, stellte sie jedoch invers, so dass nun die basale Schnittfläche in den feuchten Raum ragte, während die Spitze im Sande verborgen war. Die Callusbildung ging jetzt ebenso rasch vor sich wie beim ersten Versuche, doch war sie diesmal an der basalen, über den Sand hervorragenden Schnittfläche bevorzugt. Der Wulst wucherte hier ebenso üppig wie früher an der apicalen Schnittfläche. Als der Callus eine bedeutende Grösse erreicht hatte, umgab er sich bei vielen Stecklingen mit einer derben Korkschicht und zeigte äusserlich keine weiteren Veränderungen. Etwa bei der Hälfte der Stecklinge jedoch producirte er Sprosse, die, wenn auch nicht so zahlreich, so doch an Länge, Dicke, Blattentwickelung, Dauer etc. den Adventivsprossen des apicalen Callus durchaus nicht nachstanden, sondern ihnen vollkommen gleich waren. Wir stehen also hier vor der interessanten Thatsache, dass der Callus an der morphologischen Basis eines Stecklings Sprosse erzeugt, während man doch erwarten sollte, dass er in Folge des Einflusses der dem Zweigstück innewohnenden Polarität Wurzeln erzeugen müsste, selbst dann, wenn die Schwerkraft entgegenwirkt. Denn nach Vöchting[1]) kann diese die

1) l. c., p. 28, 164 ff. Einfluss der Schwerkr., p. 198 ff. Die älteren Umkehrversuche u. eigene Experimente.

Polarität der Stecklinge nicht umkehren, wenn ihr auch ein gewisser Einfluss auf dieselbe zukommt.

Frank (l. c., p. 408) zieht hieraus die Consequenz und behauptet, dass aus dem basalen Callus die Bildung neuer Wurzeln hervorgeht, wobei es gleichgültig sei, ob der Steckling in aufrechter oder verkehrter oder in sonst einer Stellung sich befinde. Ich muss dagegen constatiren, dass ich bei meinen zahlreichen Versuchen nicht ein einziges Mal Gelegenheit hatte bei inverser Stellung der Stecklinge aus dem grossen, basalen Callus Wurzeln entspringen zu sehen, selbst dann nicht, wenn ausser für die nöthige Feuchtigkeit auch für genügende Dunkelheit gesorgt war, zwei Factoren, die bekanntlich die Wurzelbildung sehr begünstigen. Der im Sande verborgene, nach der Spitze zu liegende Theil des Stecklings hatte zahlreiche seitliche Wurzeln hervorbrechen lassen. An der apicalen Schnittfläche war die Neubildung gänzlich unterblieben, oder es hatte sich doch nur ein verhältnissmässig schwacher Wulst hervorgewölbt. Derselbe war entweder steril geblieben oder hatte in nicht wenigen Fällen dicke, vergeilte Sprosse getrieben, die noch nicht bis an die Oberfläche emporgedrungen waren. Sie besassen keine Laubblätter, sondern schuppenförmige Niederblätter. Diese Sprossproduction war nicht nur an denjenigen Stecklingen vor sich gegangen, bei welchen der basale Callus steril geblieben war, sondern auch an solchen, bei welchen derselbe bereits Sprosse gebildet hatte. Derartige Stecklinge besassen also zwei Sprosspole; ihnen fehlte der Wurzelpol. Diese interessante Beobachtung habe ich nicht nur vereinzelt, sondern ziemlich oft gemacht. Auch Vöchting hat schon zwei derartige Fälle mitgetheilt (l. c., p. 192). Sie beziehen sich jedoch nicht auf Zweig-, sondern auf Wurzelstecklinge von Populus pyramidalis. Bei letzteren spricht sich nach Vöchting die Polarität darin aus, dass der Callus der basalen Schnittfläche Sprosse, der der apicalen dagegen Wurzeln erzeugt oder steril bleibt. Vöchting fand nun unter einer beträchtlichen Zahl horizontal in Erde gelegter Stücke zwei Ausnahmen von dem gewöhnlichen Verhalten. „In einem Falle hatte das Stück, das eine Länge von 20 cm besass, an dem basalen Callus in gewohnter Art Sprosse gebildet; ausserdem aber waren einige kleine Triebe aus dem apicalen Callus hervorgegangen. Wurzeln waren an

dem Stück nicht erzeugt. Die zweite Ausnahme war ähnlich. Es war ein Wurzelstück in der Mitte geringelt und dann horizontal in feuchte Erde gelegt worden. Die Producte, welche es erzeugte, waren nur Triebe, und zwar fanden sich dieselben erstens an der Basis des ganzen Stückes, zweitens an der durch den Ringelschnitt erzeugten Basis, aber auch an der dadurch gebildeten Spitze; doch waren die hier producirten Triebe kürzer. Die genannten beiden Fälle sind die einzigen derartigen, welche ich überhaupt beobachtet habe. In allen übrigen entsprangen die Triebe nur an der Basis, an dieser und aus der Oberfläche, oder nur aus dieser, nie aus der Spitze der Stücke. Bei allen Verticalversuchen fand ich nur das normale Verhalten, nie eine Ausnahme; die letzteren wurden nur bei den Horizontalversuchen in feuchter Erde gesehen.

Fassen wir die Gesammtheit aller bisher gemachten Beobachtungen über das Verhalten der Wurzeln in's Auge, so folgt daraus, dass im Allgemeinen Spitze und Basis an derselben den früher erörterten Gegensatz zeigen; dass aber unter gewissen Umständen und auf Veranlassung von Bedingungen, die wir zur Zeit nicht kennen, auch die Spitze im Stande ist, Knospen zu erzeugen."

Einen ähnlichen Fall theilt Wiesner mit (Elementarstructur, p. 112, Anmerkung): Wurzelstücke von Taraxacum officinale, welche im feuchten Raume und im Lichte kultivirt wurden, entwickelten manchmal sowohl am Kopf- als am Fussende Laubsprosse. Er folgert daraus, dass die Polarität der Organe auch aufgehoben werden kann und erinnert hierbei an ein gleiches Vorkommen im Thierreich, welches Bonnet an einem Querabschnitte eines Wurmes beobachtete. Dasselbe hatte aus den beiden Schnittflächen je einen Schwanz erzeugt. Rechinger (l. c., p. 18) beobachtete an demselben Objecte wie Wiesner diese Erscheinung mit der Modification, dass der apicale Callus (bei R. Wurzelende) nicht Sprosse erzeugte, sondern durch Einlagerung von Chlorophyllkörnern lebhaft ergrünte. Hieraus folgert Rechinger: „Da das seiner Blätter und Nebenwurzeln vollständig beraubte Wurzelstück am Spross- wie am Wurzelende Chlorophyll enthaltende Gewebe gebildet hatte, so kann von der Aufhebung der Polarität in beschränktem Maasse gesprochen

werden, und es bilden die eben angeführten Versuche den Uebergang zur Bildung Chlorophyll tragender, blattartig geformter Organe; sie stellen die Brücke her zwischen dem angeführten Versuche Wiesner's und jenen Versuchen mit ausgesprochener Polarität."

Die hier besprochenen Ausnahmefälle beziehen sich sämmtlich auf Wurzelstecklinge. Wie erwähnt, konnte ich solche jedoch nicht selten auch an Zweigstecklingen der Pappel constatiren, wenn diese invers gestellt werden. Hieraus nun ohne Weiteres folgern zu wollen: Die Polarität des Stecklings (des Wurzel- und Zweigstecklings) kann auch aufgehoben werden, erscheint mir nicht ganz correct. Denn erstens liegt in allen Fällen keine vollständige Aufhebung der Polarität vor, da ja immer nur das eine Ende in seiner Organbildung Ausnahmen zeigt, und zwar ist es in allen bisher bekannten Fällen der Wurzelpol, d. h. bei den Wurzelstecklingen die morphologische Spitze, bei Zweigstecklingen die morphologische Basis. Der Sprosspol dagegen producirt nach wie vor die ihn charakterisirenden Organe, und es ist bisher nicht gelungen, ihn zur Wurzelbildung zu veranlassen. Damit soll jedoch nicht gesagt sein, dass dies eine allgemeine Geltung hätte. Es ist vielmehr höchst wahrscheinlich, dass im Pflanzenreiche alle möglichen Uebergänge vorkommen von einer streng ausgesprochenen Polarität bis herab zum vollständigen Fehlen eines polaren Verhaltens. Ferner ist zu bedenken, dass der Callus eine vollständige Neubildung am Steckling ist. Wenn dieselbe bei Inversstellung des Stecklings basalwärts Sprosse producirt, so beweist diese Erscheinung durchaus nicht, dass die Polarität des Muttersprosses aufgehoben ist. Der Steckling ist und bleibt polar. Denn die Polarität der alten Zellen, welche den Organismus zusammensetzen, kann nachträglich nicht verändert werden. Wohl aber hat seine Polarität einen gewissen Einfluss auf die aus dem Callus entstehenden Organe. Er ist in dieser Beziehung zu vergleichen den Brutknospen von Marchantia und den eben aus Sporen hervorgegangenen Prothallien von Farnkräutern oder den Vegetationspunkten der Zweige von Thuja occidentalis. Diese meristematischen Gewebe zeigen als solche zunächst noch keine Dorsiventralität, sondern diese wird ihnen durch den Einfluss äusserer Agentien

erst inducirt[1]). Nach erfolgter Induction kann die Dorsiventralität der bereits ausgebildeten Theile ebenfalls nicht mehr geändert werden, wohl aber können die Neuzuwachse an Farnprothallien und an den Zweigen von Thuja occidentalis in Folge einer neuen, anders gerichteten Induction eine andere Dorsiventralität annehmen als die alten Theile besitzen. Erfolgt keine derartige Induction, so bilden sich die Neuzuwachse unter Einfluss der angrenzenden Gewebe des bereits fertigen Pflanzentheiles aus und jene zeigen nun dieselbe Dorsiventralität wie diese. Von diesem Gesichtspunkte aus müssen wir auch die Bildung des Callus und der aus ihm hervorgehenden Organe beurtheilen.

Wie unsere Versuche darthun, ist der Callus eine Bildung, die sowohl an der apicalen wie an der basalen Schnittfläche vor sich geht. Es ist in seinem Entstehen also durchaus nicht eine Polarität des Stecklings ausgesprochen. Der neu gebildete Callus ist vielmehr in Bezug auf Polarität ein indifferentes Gebilde, ganz zu vergleichen dem Vegetationspunkte von Thuja occidentalis und der wachsenden Spitze eines Farnprothalliums. Erst bei seiner weiteren Entwickelung macht sich der Einfluss des Stecklings geltend, indem er durch diesen allmählich die Eigenschaften annimmt, welche dem Pole, an dem er gebildet ist, entsprechen. Dem apicalen Callus werden also von Seiten des Stecklings apicale, dem basalen Callus basale Eigenschaften inducirt, vorausgesetzt jedoch, dass dieser Induction nicht äussere Kräfte entgegenwirken. Dieser Fall tritt ein, wenn man den Steckling umkehrt. Da wirkt die Schwerkraft der vom Stecklinge ausgehenden Induction gerade entgegengesetzt. Es ist klar, dass die Art der Organbildung aus dem Callus wesentlich davon abhängt, welche von beiden Kräften überwiegt. Der Versuch zeigt nun, dass unsere Pappelstecklinge bei Inversstellung aus dem basalen Callus Sprosse produciren können, während der apicale Callus niemals zur Wurzelbildung zu veranlassen war, sondern nach wie vor Sprosse erzeugte. Offenbar ist der Einfluss der polaren Eigenschaften unseres Stecklings auf den Callus an der Basis ein viel schwächerer als an der Spitze, so dass an jener die Schwerkraft, an dieser die Induction von Seiten des Sprosspols überwiegt.

---

1) Vergl. Pfeffer, Physiologie, II, p. 163 ff.

Höchst wahrscheinlich giebt es jedoch auch Pflanzen, bei welchen sich durch Einfluss der Schwerkraft auch die Organbildung aus dem apicalen Callus umkehren lässt. Für den Embryo von Marsilia ist schon von Leitgeb nachgewiesen worden, dass seine Ausgestaltung wesentlich von der Schwerkraft abhängig ist. Aus den beiden oberen, dem Archegoniumhalse zugekehrten Quadranten der Eizelle, aus denen immer Wurzel und Blatt gebildet werden, wird bei horizontaler Lage der Archegoniumaxe immer der nach unten gekehrte zur Wurzel, der andere zum Blatte, und von den beiden unteren Quadranten, welche Fuss und Stamm bilden, entwickelt sich in jener Lage immer der nach oben gewendete zum Stamme.

Vergleichen wir unseren zweiten Versuch mit dem ersten, so stellt sich bezüglich der Callusbildung folgendes heraus: Der Callus ist nicht eine der basalen Schnittfläche des Stecklings eigenthümliche Bildung, sondern bildet sich in gleicher Weise auch an der apicalen. Sein Entstehen ist nicht als eine Polaritätserscheinung des Stecklings zu betrachten. Der Callus wird aber bei seiner weiteren Entwickelung von der Polarität des Stecklings beeinflusst, so dass er schliesslich die Eigenschaften des Poles annimmt, an dem er sich gebildet hat. Die Induction, welche der Callus von Seiten des Muttersprosses erfährt, ist jedoch an beiden Polen nicht gleich stark; sie ist am Sprosspol energischer als am Wurzelpol. Wird der Steckling in umgekehrte Stellung gebracht, so kann die Schwerkraft am basalen Callus den Einfluss der polaren Eigenschaften des Stecklings überwinden und ihn zur Sprossbildung veranlassen, während sie am apicalen Callus die Induction nicht aufheben kann. Dieser Callus producirt bei unseren Stecklingen nach wie vor Sprosse, nie konnte Wurzelbildung aus ihm beobachtet werden.

3. Versuchsreihe.

An einem Stativ wurden zwei mit Sand gefüllte Blumentöpfe übereinander angebracht. Eine Anzahl Stecklinge wurde aufrecht und invers so eingepflanzt, dass nur beide Enden derselben von Sand bedeckt waren, während das Zwischenstück freiblieb. Nach Verlauf von vier Wochen hatte sich an allen Stecklingen an

beiden Schnittflächen kräftiger Callus gebildet. Ein bemerkenswerther Unterschied in der Grösse desselben an beiden Polen war nicht zu constatiren. Trotzdem also beide Schnittflächen mit Sand bedeckt waren, war die Callusbildung vor sich gegangen. Der mechanische Widerstand, den der Sand dem Wachsthume leistet, wurde mit Leichtigkeit überwunden. Das ist nichts Ueberraschendes, da Pfeffer (Druck- u. Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, 1893, p. 280 u. 420) gefunden hat, dass wachsende Pflanzen, namentlich wenn sich ihnen Widerstände entgegenstellen, eine sehr hohe Druckintensität entwickeln können.

Wenn also, wie früher bemerkt wurde, die Callusbildung an der im Sande steckenden Schnittfläche unterblieb oder doch nur schwach vor sich ging, so kann dies unmöglich dem doch nur geringen Widerstande des Sandes zugeschrieben werden, sondern wir müssen für diese Erscheinung andere Ursachen in Anspruch nehmen. (Welche das sind, soll später erörtert werden.)

Weiter lehrt unser Versuch die wichtige Thatsache, dass, wenn die beiden Schnittflächen eines Stecklings gleichen Bedingungen unterworfen sind, sie beide gleichzeitig einen kräftigen, in der Grösse nicht verschiedenen Callus produciren. Es ist daher bei Wiederholung dieses Versuches wohl zu beachten, dass der Sand in beiden Töpfen gleichmässig feucht erhalten bleibt, wenn die Callusbildung an einem Ende nicht beeinträchtigt werden soll. Man hat wohl vielfach gemeint, dass der Callus nur an einer Schnittfläche entstehe und damit die Annahme verbunden, dass er als Polaritätserscheinung des Stecklings zu betrachten sei. Allein dabei hat man vollständig übersehen, dass Basis und Spitze unter verschiedenen Bedingungen sich befanden und nur deshalb an einem Pole die Callusbildung stattfand, während bei gleich günstigen Bedingungen beide Pole mit gleicher Intensität producirt hätten.

Die Schwerkraft spielt bei der Bildung des Callus keine Rolle, da sowohl die aufrechten wie die umgekehrten Stecklinge beiderseits gleiche Productionen aufwiesen. Dieses Ergebniss wird auch nicht geändert, wenn man die Stecklinge horizontal unter Sand legt. Der Callus erscheint dann ebenso üppig an beiden Enden wie früher bei verticaler Stellung und ist auch

ebenso regelmässig um die Peripherie der Schnittfläche angeordnet, wie wir es bei senkrechter Lage des Stecklings zu sehen gewöhnt sind. Eine üppigere Wucherung des Callus an seiner unteren Hälfte — dem Erdmittelpunkte zugekehrten — oder aber an seiner oberen war nicht zu bemerken. Die Bildung des Callus an beiden Schnittflächen geschieht also unabhängig von der Einwirkung der Schwere und, da dieselbe unter Sand vor sich ging, auch unabhängig vom Einflusse des Lichtes. Sie erscheint daher lediglich als eine Reactionswirkung auf den Wundreiz, und da dieser beide Schnittflächen in gleicher Weise trifft, produciren dieselben auch ein gleiches Wundgewebe, vorausgesetzt, dass sie unter gleichen Bedingungen stehen.

4. Versuchsreihe.

Die Beobachtung der gleichmässigen Ausbildung des Callus an beiden Schnittflächen bestimmte die Art der weiteren Versuche. Es galt zu erfahren, ob auch unter anderen, aber für beide Schnittflächen gleichen Bedingungen eine zweiseitige Ausbildung des Callus erfolgt. Zu diesem Zwecke wurden Stecklinge aufrecht und invers in einen dampfgesättigten Raum gebracht. Dieser wurde hergestellt, indem die Wände eines hohen, geräumigen Cylinderglases mit Fliesspapier belegt wurden, welches unten in eine ca. 5 cm hohe Wasserschicht eintauchte, oben bis über den Rand des Gefässes reichte. Die Oeffnung schloss eine Glasplatte. Die Stecklinge hingen an einem Faden, welcher mit Siegellack an jene befestigt war. Gleichzeitig wurde der Versuch in der Weise modificirt, dass eine Anzahl Stecklinge unter einer weiten Glasglocke horizontal aufgehängt wurde. Die Luft war durch Einlegen von Fliesspapier ebenfalls dampfgesättigt.

Als der Versuch beendet wurde, hatten alle Stecklinge an beiden Schnittflächen kräftigen, gleichgrossen Callus gebildet, gleichgültig, welche Lage dieselben eingenommen hatten. Hieraus folgt wiederum, d e r C a l l u s i s t e i n e b e i d e n S c h n i t t f l ä c h e n i n g l e i c h e m M a a s s e z u k o m m e n d e N e u b i l d u n g u n d i s t i n s e i n e m E n t s t e h e n v o l l k o m m e n u n a b h ä n g i g v o n d e r E i n w i r k u n g d e r S c h w e r e.

Zuletzt versuchte ich noch eine zweiseitige Bildung des

Callus unter Wasser zu erhalten. Die Stecklinge wurden einfach wagerecht in einer weiten Glasschale auf Glasstäbe gelegt und dann Wasser zugegossen, bis es etwa 1 cm hoch die Stecklinge bedeckte. In der Folge musste das Wasser oft erneuert werden, da sich Schimmel und Bakterien einstellten.

Da sich nach drei Wochen noch keine Callusbildung zeigte, wurden die Versuche aufgegeben. Es wäre jedoch nicht berechtigt, hieraus irgend welche Schlüsse zu ziehen, denn die Stecklinge befinden sich unter so fremden Verhältnissen, dass dadurch der ganze Organismus beeinträchtigt wird.

Zusammenfassung.

Es dürfte nicht überflüssig sein, die bisher gewonnenen Resultate zusammenzustellen. Als grundlegend für die nachfolgenden Untersuchungen ist zu beachten:

An Zweigstecklingen von Populus pyramidalis mit zwei Schnittflächen entsteht der Callus sowohl am basalen als auch am apicalen Pole, vorausgesetzt, dass beide unter gleichen Bedingungen sich befinden.

In der Callusbildung ist also keine Polarität des Stecklings ausgesprochen.

Sie ist lediglich eine Reaction auf den Wundreiz.

Die Entstehung des Callus ist unabhängig von der Einwirkung der Schwere und des Lichtes.

Der junge Callus an sich ist in Bezug auf Polarität ein indifferentes Gebilde.

Doch werden ihm von Seiten der Mutterpflanze gewisse Eigenschaften inducirt. In Folge dessen producirt — bei aufrechter Stellung des Stecklings — der apicale Callus Sprosse, der basale eventuell Wurzeln.

Die Induction erfolgt an beiden Polen jedoch nicht mit gleicher Intensität; sie ist an der Basis schwächer als an der Spitze.

Daher kann die Schwerkraft bei Inversstellung des Pappelstecklings am basalen Callus die Induction überwinden und ihn zur Sprossbildung veranlassen, während der apicale Callus in seiner Organbildung von der Schwerkraft nicht bestimmt werden kann.

II. Einseitige Ausbildung des Callus.

Bei gleichen Bedingungen müsste der Callus immer an beiden Schnittflächen des Stecklings erscheinen, allein verschiedene Umstände gestatten nur eine einseitige Ausbildung desselben. Und diese letztere ist sogar die in der Praxis allgemein bekannte, so dass sie bisher für normal gehalten wurde und zu verschiedenen Irrthümern Veranlassung gab.

Welche Umstände für die einseitige Ausbildung des Callus massgebend sind, soll nun im Folgenden untersucht werden.

5. Versuchsreihe.

Schon in unserem ersten Versuche war zu beobachten, und die jetzt angestellte Wiederholung desselben bestätigte es, dass das im Sande verborgene Ende, gleichgültig ob Basis oder Spitze, in der Regel keinen oder doch nur einen schwachen Callus gebildet hatte, während an der in den feuchten Raum ragenden Schnittfläche regelmässig ein üppiger Callus entstanden war. Es ist früher auch schon betont worden, dass nicht der Widerstand des Sandes etwa die Bildung unterdrückt, da ja bei horizontaler Lage unter Sand beiderseitig Callus entsteht. Man könnte weiter die Ursache im Lichtmangel erblicken wollen, allein der eben erwähnte Versuch bestätigt diese Vermuthung nicht. Ebensowenig können nach früheren Erörterungen die Schwerkraft und die Polarität des Stecklings als Ursachen in Anspruch genommen werden. Es lässt sich nur so viel sagen, dass die nächste Veranlassung in den ungleichen Bedingungen, denen beide Schnittflächen ausgesetzt sind, zu suchen ist. In welcher Weise aber jene Ungleichheit auf den Steckling wirkt, lässt sich nicht absehen.

6. Versuchsreihe.

Eine Anzahl Stecklinge wurde aufrecht und invers im feuchten Raume aufgehängt. Das untere Ende derselben tauchte 1 bis 2 cm in Wasser ein. Während der freie Pol bald einen mächtigen Callus entwickelte, blieb die ins Wasser tauchende Schnittfläche

unverändert. Erst nach Verlauf von $2^1/_2$ Wochen producirte dieselbe einen kleinen Callus bei denjenigen Stecklingen, welche aufrecht hingen, während sie bei den übrigen noch keinerlei Veränderung zeigte. Als nach fünf Wochen im oberen Callus bereits Sprosse entstanden waren, war an den unteren Schnittflächen immer noch kein bemerkenswerthes Wachsthum eingetreten. Der Callus an der Basis der aufrecht hängenden Zweigstücke war klein geblieben, an den in umgekehrter Lage sich befindenden Stecklingen war nur stellenweise aus dem Cambium eine callöse Wucherung entstanden. Endlich nach sieben Wochen (8. Januar bis 28. Februar) brachen aus dem kleinen, basalen, unter Wasser befindlichen Callus Wurzeln hervor. Damit wurde der Versuch beendet. Die Stecklinge, welche Knospen besassen, hatten aus denselben Sprosse getrieben. Aber in der feuchten Luft kränkelten sie; ihre Blätter blieben klein und wollten sich nicht entfalten. Ein gleiches Verhalten zeigten auch die aus dem Callus hervorbrechenden Sprosse.

Es sei noch bemerkt, dass auch bei denjenigen Stecklingen Adventivsprosse aus dem apicalen Callus entstanden waren, welche seitlich aus Knospen junge Triebe erzeugt hatten. Eine wechselseitige Beziehung zwischen beiden Bildungen besteht also nicht in dem Maasse, dass nur dann Sprossbildung aus dem Callus erfolgt, wenn die seitliche unterbleibt und umgekehrt.

Die Ursache zu der einseitigen Ausbildung des Callus ist auch hier nicht etwa in dem Widerstande des Wassers oder im Mangel an Sauerstoff oder in irgend welchen anderen äusseren Bedingungen zu suchen (denn es wird später gezeigt werden, dass auch unter Wasser ein kräftiger Callus sich bilden kann), sondern wir müssen den Grund in Reactionen suchen, die durch die Ungleichheit der äusseren Bedingungen an beiden Schnittflächen hervorgerufen werden.

7. *Versuchsreihe.*

Bei diesem Versuche wurden Stecklinge aufrecht und invers in der üblichen Weise in Sand eingepflanzt, die Bedeckung mit einer Glasglocke jedoch unterlassen, so dass die freien Schnittflächen in die trockene Luft des Zimmers ragten. Es entstand

unter Sand ein kräftiger Callus, während an den freien Schnittflächen seine Bildung unterblieb. Die obersten Zellschichten der Rinde und des Cambium waren eingetrocknet und stellten so einen Schutz für die tiefer liegenden Zellen dar. Später bildete sich unter der abgestorbenen Schicht noch eine Korkschicht, welche nun den Abschluss gegen die Aussenwelt vervollständigte. In der Natur geht unter dem Schutze dieser doppelten Decke häufig eine Callusbildung vor sich — z. B. wenn Baumäste abgesägt worden sind —, welche im Laufe der Jahre die Wundfläche vollständig überzieht und unter dem Namen „Ueberwallungsring" bekannt ist.

Bei meinen Versuchen brachten es die Stecklinge nicht zu einer solchen Bildung, da diese längere Zeit in Anspruch nimmt; wohl aber trat in einigen Fällen schon eine Anschwellung unter der abgestorbenen Schicht ein, eine Folge der im Cambium eingetretenen Zelltheilung.

Weil die Callusbildung an der bezeichneten Schnittfläche in Folge der trockenen Luft unterblieben war, war sie an die gegenüberliegende Seite verlegt worden, die, wie die früheren Versuche zeigen, bei Bedeckung keinen oder doch nur schwachen Callus erzeugt hätte. Dass sie jetzt Callus producirt, ist eine unmittelbare Folge der Unterdrückung des Callus am entgegengesetzten Ende. Wir haben hier daher die einseitige Bildung des Callus als Correlationserscheinung aufzufassen.

8. Versuchsreihe.

Eine einseitige Ausbildung des Callus, hervorgerufen durch Correlation, erhält man auch, wenn man obigen Versuch in der Weise modificirt, dass man die Stecklinge mit dem einen Ende in eine 3—4 cm hohe Wasserschicht taucht, welche den Boden eines Becherglases bedeckt. Die entgegengesetzten Enden der Stecklinge ragen in die trockene Luft des Zimmers. Der Callus bildete sich jetzt bei den meisten Stecklingen unter Wasser kräftig aus, besonders an denjenigen, welche aufrecht standen. Seine Bildung wird dadurch veranlasst, dass an der oberen Schnittfläche durch die Trockenheit der Luft die Production unterdrückt wird. Aus dem basalen Callus waren in einigen Fällen Wurzeln

hervorgegangen. Dies war an denjenigen Stecklingen geschehen, welche Achselknospen besassen, die nun Sprosse getrieben hatten. Die knospenlosen Zweigstücke dagegen zeigten an ihrem basalen Callus ein höchst überraschendes Verhalten.

Derselbe färbte sich nämlich roth und erzeugte dann eine grosse Anzahl Sprosse, die bald über die Wasseroberfläche hervorragten und ganz normal weiter wuchsen. Wurzeln waren nirgends entstanden und seitlich hatten sich auch keine Adventivsprosse gebildet. Diese waren eben, wie erwähnt, aus dem basalen Callus hervorgegangen, obgleich die Stecklinge in aufrechter Stellung sich befanden. In dieser Lage wirken die Polarität des Stecklings wie die Schwerkraft in dem Sinne auf den basalen Callus ein, dass er die Eigenschaften des Wurzelpols annimmt. Allein in unserem Versuche sind die Wirkungen beider Kräfte vollständig aufgehoben und an ihrer Stelle machen andere Bedingungen ihren Einfluss geltend. Diese neuen Bedingungen sind dadurch hervorgerufen, dass an der ganzen Länge des Stecklings keine Sprossbildung stattgefunden hatte, da weder Seitenknospen noch ein apicaler Callus vorhanden waren. Dadurch ist der Steckling in eine Zwangslage versetzt, der zufolge er die fehlenden Sprosse aus dem basalen Callus erzeugt. Das Resultat unseres Versuches lässt sich kurz dahin zusammenfassen: Stecklinge, welche aufrecht und mit ihrer Basis im Wasser stehen, können gezwungen werden, aus dem basalen Callus Sprosse zu erzeugen, wenn man dafür sorgt, dass sonst keine Sprossbildung am Stecklinge stattfindet. — Es gelang mir auch, den basalen Callus unter Wasser und bei aufrechter Stellung des Stecklings zur Sprossbildung zu zwingen, indem ich die vorhandenen Seitentriebe entfernte.

9. *Versuchsreihe.*

Wie bekannt, kann durch genügend grosse Widerstände das Wachsthum unterdrückt werden. Das gilt auch für den Callus. Wenn man beide Enden eines Stecklings mit einem Gypsverbande versieht[1]), so ist die Callusbildung vollständig unterdrückt. Unter

1) Pfeffer, Ueber Anwendung des Gypsverbandes für pflanzenphysiologische Studien. Berichte d. k. sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften, December 1892.

solchen Umständen ist auch keinerlei auffällige Veränderung im Cambium zu bemerken. Bleibt jedoch ein kleiner Zwischenraum zwischen Gyps und Schnittfläche, indem jener nicht dicht anschliesst, so entsteht aus dem Cambium ein Callus, welcher wie eine plastische Masse den Spalt ausfüllt.

Wenn man nachträglich die Stecklinge vorsichtig entgypst — es geschieht dies am vortheilhaftesten, indem man in den Gypsblock an zwei entgegengesetzten Seiten tiefe Rinnen einschneidet und ihn dann zwischen den Händen zerbricht — und sie dann wagerecht unter Sand legt, so bildet sich an beiden Schnittflächen Callus. Durch die frühere Unterdrückung desselben konnte also der Steckling nicht bleibend gezwungen werden, die Callusbildung zu unterlassen und ausschliesslich Sprosse und Wurzeln zu erzeugen. Die durch den Widerstand des Gypses herbeigeführte Induction der (ausschliesslichen) seitlichen Organbildung ist nicht eine inhärente, d. i. bleibende Eigenschaft des betreffenden Stecklings geworden, sondern erlischt, wenn der Zwang aufhört. Der Steckling producirt nachträglich noch seinen Callus, selbst wenn der Gypsverband 3—4 Wochen gelassen wurde. Die Wachsthumsfähigkeit der in Frage kommenden Gewebe war also nicht erloschen, sondern kann sich lange Zeit hindurch erhalten (vergl. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, 1893, p. 355 ff.).

Es musste dies vorausgeschickt werden, um nun die einseitige Ausbildung des Callus, hervorgerufen durch Gypsverband, besser verstehen zu können.

Von den in üblicher Weise in Sand eingepflanzten Stecklingen wurden die freien Enden eingegypst. Der Topf war mit einer Glasglocke bedeckt. Nachdem die Kultur vom 8. bis 28. Februar im Warmhause gestanden hatte, wurden die Stecklinge ausgegraben. An allen hatte sich ausser Wurzeln und Seitensprossen unten ein kräftiger Callus gebildet. Durch den Widerstand des Gypses ist derselbe also von oben nach unten verlegt worden, und man hat hierdurch ein Mittel in der Hand, den Ort seiner Bildung nach Belieben zu bestimmen.

Wird, nachdem der Callus unten bereits eine kräftige Ausbildung erlangt hat, der Gypsverband am oberen Ende vorsichtig entfernt, und werden dann die Stecklinge unter Glasglocke weiter

kultivirt, so entsteht am freigelegten Ende ein Callus. Der unter Sand befindliche steht in seinem Wachsthum still und verkorkt. Der obere erlangte im Verlauf der Zeit eine kräftige Ausbildung und producirte schliesslich auch noch Adventivsprosse. Es war also in unserem Falle nicht möglich, den Steckling bleibend zu zwingen, am unteren Ende Callus zu produciren, sondern die Bildungsrichtung änderte sich, sobald der Widerstand zu wirken aufhörte, und die neu geschaffenen Bedingungen machten nun ihren Einfluss auf den Steckling und die Callusbildung geltend. Durch dieselben ist eine vollständige Umkehrung in der Richtung der wandernden Reservestoffe eingetreten, da sie ja nun das Material zur Neubildung an der oberen Schnittfläche liefern müssen. Die Tendenz zur zweiseitigen Ausbildung des Callus bleibt erhalten und kommt sofort zur Geltung, sobald die Hemmnisse beseitigt sind.

Voraussichtlich liesse sich eine nochmalige Richtungsänderung der plastischen Stoffe vornehmen, wenn der an der freigelegten Schnittfläche entstandene Callus wieder eingegypst würde.

Der Versuch wurde auch noch in der Weise angestellt: Stecklinge, die unter Glasglocke an ihrem oberen Ende bereits einen kräftigen Callus gebildet hatten, wurden aus dem Sande genommen. Um das mit dem Callus versehene Ende wurde ein Gypsverband gelegt und dann die Stecklinge wieder in die früheren Bedingungen zurückgebracht. Es entstand nun am unteren, vom Sande bedeckten Ende ein kräftiger Callus. Es war also möglich, die Callusbildung nach der entgegengesetzten Seite zu verlegen, trotzdem dass sie schon einige Wochen lang nach dem oberen Ende hin stattgefunden hatte. Es konnte also in diesem Falle dem Stecklinge die Disposition, einseitig Callus zu bilden, nicht bleibend aufgedrängt werden, sondern er behielt die Fähigkeit, nach beiden Seiten hin zu produciren. Die einseitige Bildung geht in eine zweiseitige über, sobald die Ursachen zu wirken aufhören, welche jene hervorrufen.

Zusammenfassung.

An Stecklingen mit zwei Schnittflächen erfolgt die Callusbildung an beiden Polen, wenn diese gleichen Bedingungen ausgesetzt sind.

Sind dagegen die Bedingungen ungleichartig, so entsteht eine einseitige Bildung des Callus.

Dieselbe geht jedoch nur solange vor sich, als die sie bedingenden Ursachen wirken.

Eine bleibende Disposition zur einseitigen Ausbildung des Callus kann also dem Stecklinge nicht aufgezwungen werden.

Direct hemmend auf die Bildung des Callus, und dadurch eine einseitige Ausbildung desselben hervorrufend, wirken trockene Luft und Gypsverband (= mechanischer Widerstand). Die eingegypsten Gewebe behalten lange Zeit hindurch ihre Wachsthumsfähigkeit.

Ragen die Stecklinge mit dem einen Pole in feuchte Luft, während der andere im Sand oder Wasser sich befindet, so bewirkt diese Ungleichheit in den äusseren Bedingungen ebenfalls eine einseitige Ausbildung des Callus. Hierbei kommen auch Correlationswirkungen zur Geltung.

Der Callus producirt auch dann Sprosse, wenn solche seitlich am Stecklinge entstehen.

Fehlen dem Stecklinge die seitlichen Organe (Sprosse und Wurzeln) und der apicale Callus, so vermag der basale Callus bei aufrechter Stellung des Stecklings Sprosse zu bilden.

III. Callusbildung an Stecklingen mit Ringelschnitten.

Durch einen Ringelschnitt wird nach Vöchting der Steckling in zwei Lebenseinheiten oder zwei physiologische Individuen zerlegt. Jede Einheit producirt an ihrer Basis vorwiegend Wurzeln, an ihrer Spitze vorwiegend Sprosse, verhält sich also gerade so wie der ganze Steckling.

Es erhob sich nun die Frage, wo geht an solchen geringelten Stecklingen die Callusbildung vor sich und welche Adventivbildungen entstehen aus demselben oder mit anderen Worten: verhält sich jedes Theilstück in Bezug auf Callusbildung ebenso wie der ganze Steckling, d. h. ist es auch in Rücksicht auf jene als physiologisches Individuum anzusprechen?

Die zum Versuche bestimmten Stecklinge besassen eine Länge von 30 cm und waren von verschiedenem Alter. In der

Mitte derselben wurde ein etwa 2 cm breiter Rindenstreif entfernt. Die am entblössten Holzkörper etwa noch vorhandenen Cambiumzellen kann man durch Schaben und Abwaschen leicht beseitigen. Bleiben dieselben erhalten, so entsteht aus ihnen eine callöse Wucherung und aus dieser eine Regeneration der Rinde. (Stoll, l. c. p. 790 ff.) Die geringelten Stecklinge wurden nun in einen feuchten Raum gebracht, so dass also ihre vier Schnittflächen ganz gleichen Bedingungen ausgesetzt waren. Sämmtliche Stecklinge producirten aus denselben Callus, dessen Grösse nirgends einen bemerkbaren Unterschied aufwies. Dabei war die Lage der Versuchsobjecte, ob aufrecht, invers oder horizontal, vollständig gleichgültig und damit die Unabhängigkeit der Callusbildung von der Schwerkraft erwiesen. Einen vierfachen Callus producirten die geringelten Stecklinge auch, wenn sie horizontal unter Sand gelegt wurden. Die Versuche lehren, dass jedes Theilstück eines geringelten Zweigstecklings sich in Bezug auf Callusbildung ebenso verhält wie der ganze Steckling. Die Ringelung kommt also einer vollständigen Trennung gleich. Jedes Theilstück stellt sich daher auch in Rücksicht auf die Callusbildung als Lebenseinheit oder physiologisches Individuum dar. Die angestellten Versuche stimmen also in ihrem Endresultate mit denen Vöchting's überein. Allein in Bezug auf die Callusbildung selbst weichen sie von denselben ab.

Vöchting beobachtete nämlich an geringelten Zweigstecklingen der Weide, dass nur aus der Basis der Theilstücke ein Callus hervorquoll, wenn dieselben im feuchten Raum aufrecht oder invers aufgehängt waren. In Fig. 5, p. 35 der „Organbildung“ ist ein solcher Steckling abgebildet.

Frank (Lehrbuch I, p. 408) erblickt in diesem Verhalten wiederum eine Polaritätserscheinung. Er sagt: „Unter denselben Gesichtspunkt (= der Polaritätserscheinungen) fällt auch die Erscheinung, die man beobachtet, wenn der Stamm oder Zweig einer Holzpflanze geringelt, d. h. an einer beliebigen Stelle ringsum bis auf das Holz von der Rinde entblösst worden ist. In diesem Falle ist der Zweig zwar noch nicht mechanisch von der Pflanze getrennt, aber doch so gut wie organisch ausser Zusammenhang mit ihr gesetzt: es bildet dann nur der obere Wundrand, der also zum organisch unteren Ende des isolirten Triebes geworden

ist, Callus in Form einer Ueberwallungswulst und aus demselben leicht Wurzeln, wenn für feuchte Umgebung gesorgt ist.“ Es wurde früher schon ausgesprochen — und die jetzigen Versuche beweisen es auf's Neue — dass diese Deutung der Callusbildung den Thatsachen nicht entspricht.

Bezüglich der Organbildung aus dem Callus verhielten sich die Theilstücke der geringelten Stecklinge ganz wie ungeringelte und kennzeichneten sich auch dadurch als physiologische Einheiten. Der apicale Callus der Theilstücke producirte bei aufrechter Stellung des Stecklings im feuchten Raum leicht und regelmässig Sprosse, der basale Callus dagegen verkorkte in der Regel und blieb steril. Wurzelbildung aus demselben konnte ich nicht beobachten, dieselbe kommt ja auch nicht regelmässig am basalen Callus ganzer Stecklinge vor. Es scheint überhaupt, als ob der Callus viel leichter Sprosse als Wurzeln erzeuge, oder besser ausgedrückt: Der apicale Callus producirt bei unserer Pflanze leicht Sprosse, der basale aber nur schwerer Wurzeln.

Werden die geringelten Stecklinge in umgekehrte Lage gebracht, so kann im günstigsten Falle aus jedem Callus Sprossbildung vor sich gehen, indem die Induction, welche der basale Callus von Seiten des Wurzelpols erfährt, durch die Schwerkraft überwunden wird, eine Erscheinung, die wir früher schon an ungeringelten Stecklingen beobachteten, und durch welche sich die Theilstücke ebenfalls als physiologische Einheiten documentiren. Von diesem extremen Falle beobachten wir Uebergänge bis zur ausgesprochenen Polarität. Bald ist die Umkehrung in der Organbildung des basalen Callus nur am oberen, bald nur am unteren Theilstück vor sich gegangen, bald sind die Basalsprosse nur kümmerlich, bald kräftiger ausgebildert.

Noch mannigfaltiger werden die Erscheinungen, wenn wir die geringelten Stecklinge in Sand und unter Glasglocke oder ohne solche kultiviren, wobei es wiederum darauf ankommt, ob die Stecklinge aufrecht oder invers stehen, ob die Ringelstelle unter oder über dem Sande sich befindet. Es würde ermüden und auch zwecklos sein in allen den einzelnen Fällen die Erscheinungen bezüglich der Callusbildung zu registriren. Es kehren mutatis mutandis alle die Verhältnisse wieder, die an ungeringelten Stecklingen zu beobachten waren und sind mit Hilfe dieser leicht zu erklären.

Es wurde nebenbei auch einmal versucht, ob es nicht gelingen möchte, die Theilstücke wieder zu einer Einheit zu verbinden. Zu diesem Zwecke umgab ich die entrindete Zone mit einem Gypsverbande. In einigen Fällen hatte ich zuvor die Ringelstelle mit feuchtem, sich eng an die Wundlippen anschmiegendem Fliesspapiere umwickelt. Die Ringelschnitte wurden in der Nähe des Wurzel- oder Sprosspols angebracht, so dass immer ein kleines und ein sehr viel grösseres Theilstück entstanden. An jenem kann in Folge der geringeren Menge von Reservematerial nur eine spärliche Production von Sprossen bezw. Wurzeln stattfinden. Wäre es jedoch möglich, die beiden Theilstücke wieder zur Einheit zu verbinden, d. h. fände von dem grossen Theilstück her eine Zuleitung plastischer Stoffe durch den Gyps oder das Fliesspapier oder, was besonders wichtig wäre, durch den Holzkörper statt, so müssten am kleinen Theilstück kräftige, dem betreffenden Pole entsprechende Organe gebildet werden. Allein die Versuche entsprachen in ihrem Resultate den Erwartungen nicht. Es verhielt sich jedes Theilstück wie ein physiologisches Individuum. Durch Wegnahme der Rindenzone ist ein für allemal die Einheit in den Lebensvorgängen des Stecklings aufgehoben. Das kleine Theilstück producirte in Folge des geringen Materials an Reservestoffen nur einen kleinen Callus oder spärliche Seitenorgane. Wir finden dadurch die bekannte Thatsache bestätigt, dass die Leitung eines Theiles der plastischen Stoffe bei diesen Holzpflanzen wesentlich durch die Rinde stattfindet.

Werden am Stecklinge mehrere Ringelschnitte angebracht, so verhält sich wiederum jedes Theilstück wie eine Lebenseinheit und producirt nach zwei Seiten hin Callus. Derselbe wird jedoch um so kleiner, je kleiner die Theilstücke werden, bis seine Bildung zuletzt auf die ersten Stadien beschränkt bleibt.

Zusammenfassung.

Werden Stecklinge mit einem Ringelschnitte versehen, so verhält sich jedes Theilstück in Bezug auf Callusbildung genau so wie der ungeringelte Steckling. Die Ringelung kommt also in dieser Hinsicht einer vollständigen Trennung gleich, und jedes

Theilstück stellt sich daher auch in Rücksicht auf die Callusbildung als physiologisches Individuum dar.

Die durch den Ringelschnitt isolirten Theile eines Stecklings können nachträglich nicht wieder zu einer Einheit verbunden werden, sofern nicht die Continuität der Rinde wieder hergestellt wird.

Es ist unmöglich, mit Hilfe eines Gypsverbandes den Steckling zu zwingen, auf einem anderen Wege als in der Rinde die Gesammtheit der plastischen Stoffe zureichend zu leiten.

IV. Einfluss des Lichtes auf die Sprossbildung aus dem Callus.

Schon früher wurde hervorgehoben, dass die Entstehung des Callus von der Einwirkung des Lichtes — wie auch von der Schwerkraft — völlig unabhängig ist. Es erhebt sich nun aber die Frage, ob nicht etwa das Licht massgebend ist für die Entstehung der Adventivsprosse aus dem Callus. Oder, so lässt sich auch fragen: Wohnt dem Callus von Hause aus die Fähigkeit inne, Sprosse zu bilden, oder muss dieselbe durch das Licht erst inducirt werden?

Einiges Licht über unsere Frage verbreiten schon die früheren Versuche. Bei ihnen beobachteten wir gelegentlich, dass Sprossbildung aus dem Callus unter Sand, also im Dunkeln stattfand.

Um Genaueres über die Mitwirkung des Lichtes bei der Sprossbildung aus dem Callus zu erfahren, wurden gleichzeitig mehrere Versuche angestellt. Benutzt wurden die bekannten Sandkulturen mit Bedeckung durch eine tubulirte Glasglocke. Die eine Kultur wurde bis zum Abschluss des Versuches stetig dunkel gehalten. Eine zweite und dritte, nachdem ein kräftiger Callus im Dunkeln sich gebildet hatte, drei bezw. fünf Tage lang dem Lichte ausgesetzt und dann wieder verdunkelt. Diesen beiden letzten Versuchen lag die Frage zu Grunde, ob durch kürzere oder längere Einwirkung des Lichtes die Sprossbildung dem Callus inducirt werden könne. Der Versuch wurde auch noch in der Weise modificirt, dass die Stecklinge in einen feuchten Raum gebracht wurden. Dieser bestand in einer grossen, be-

deckten Glasschale, deren Boden mit Wasser angefüllt war. Die Stecklinge lagen horizontal auf mit Korken befestigten Glasstäben. Die Schale wurde nun so weit mit schwarzem Papiere verdunkelt, dass nur die eine Schnittfläche des Stecklings beleuchtet war. Nachdem an beiden Seiten ein kräftiger Callus entstanden war, wurden die Stecklinge zu verschiedenen Zeiten umgedreht. Der Controlle wegen blieben jedoch einige in ihrer ursprünglichen Lage liegen. Leider kam ich zu keinem Resultate, da im Dunkeln der Callus durch Schimmelpilze und Bakterien zu Grunde ging. Der Versuch wurde aber auch, wie der zweite und dritte im Sande, so wie so hinfällig durch die Beobachtung, welche ich an den Stecklingen machte, denen für die ganze Versuchsdauer das Licht entzogen war.

Die Kultur bestand aus vier Stecklingen; zwei davon waren aufrecht, die anderen zwei invers eingepflanzt worden. Jene hatten — der Versuch dauerte vom 8. Februar bis 18. März — aus dem apicalen Callus lange vergeilte Sprosse getrieben. Bei den invers gestellten Stecklingen war der basale Callus des einen bis auf einen kleinen Theil verkorkt, aus welchem einige Sprosse hervorgegangen waren. Der basale Callus des anderen Stecklings dagegen war bis auf eine kleine Stelle verkorkt und hatte zahlreiche Sprosse producirt.

Aus diesem Versuche geht deutlich hervor, dass zur Bildung von Adventivsprossen aus dem Callus, sowohl dem apicalen als auch dem basalen, die Mitwirkung des Lichtes nicht nöthig ist. Wohl aber spielt die Schwerkraft hierbei eine wichtige Rolle. Sie allein ist die Ursache, dass bei Inversstellung des Stecklings der basale Callus Sprosse producirt, indem sie die Induction, welche der basale Callus vom Wurzelende des Stecklings erfährt, überwindet. Der Einfluss des Lichtes ist hierbei, wie erwähnt, ganz ohne Bedeutung. Ziehen wir hier in Betracht, dass eine Umkehrung in der Organbildung aus dem apicalen Callus bei unseren Stecklingen niemals gelingt, so kommen wir bei der Frage nach der Ursache der Organbildung aus dem Callus auf unsere frühere Erklärung zurück: Der Callus wird in seinen Eigenschaften bestimmt durch den Ort, an dem er entsteht. Der basale Callus erhält basale, der apicale Callus apicale Eigenschaften. Aber diese Eigenschaften werden den beiden Neu-

bildungen nicht in gleich hohem Grade übermittelt. Der apicale Callus erhält sie in viel grösserem Maasse als der basale. Stehen die Stecklinge aufrecht, so wirkt die Schwerkraft unterstützend. Unter ihrer Einwirkung und dem Einflusse der basalen Eigenschaften des Stecklings einerseits und der apicalen andererseits producirt der basale Callus Wurzeln, der apicale Sprosse. Werden dagegen die Stecklinge invers gestellt, so wirkt die Schwerkraft jenen beiden Inductionen entgegen. Da der Einfluss der basalen Eigenschaften nur schwach ist, wird er von der Schwere überwunden und der basale Callus erzeugt nun Sprosse. An der Spitze dagegen überwiegt die Induction von Seiten des Sprosspols und der apicale Callus konnte daher niemals zur Wurzelbildung gebracht werden, sondern producirte Sprosse, selbst wenn die Schwerkraft im entgegengesetzten Sinne wirkt.

Gesammtergebniss.

Zum Schluss sei es mir gestattet, die wichtigsten Resultate der vorliegenden Arbeit zusammenzufassen:

An Zweigstecklingen von Populus pyramidalis mit zwei Schnittflächen entsteht der Callus sowohl am basalen als auch am apicalen Pole, vorausgesetzt, dass beide unter gleichen Bedingungen sich befinden.

In der Callusbildung ist also keine Polarität des Stecklings ausgesprochen.

Sie ist lediglich eine Reaction auf den Wundreiz.

Die Entstehung des Callus ist unabhängig von der Einwirkung der Schwere und des Lichtes.

Der junge Callus an sich ist in Bezug auf Polarität zunächst indifferent.

Bei seiner Entwickelung werden ihm jedoch von Seiten der Mutterpflanze gewisse Eigenschaften inducirt. In Folge dessen producirt — bei aufrechter Stellung des Stecklings — der apicale Callus Sprosse, der basale Wurzeln.

Die Induction erfolgt an beiden Polen jedoch nicht mit gleicher Intensität; sie ist an der Basis schwächer als an der Spitze.

Daher kann die Schwerkraft bei Inversstellung des Pappelstecklings am basalen Callus die Induction überwinden und ihn zur Sprossbildung veranlassen, während der apicale Callus in seiner Organbildung von der Schwerkraft nicht bestimmt werden kann.

Unter Umständen entsteht statt der zweiseitigen eine einseitige Ausbildung des Callus. Dies ist der Fall, wenn die Bedingungen an beiden Schnittflächen ungleichartig sind.

Diese einseitige Bildung des Callus geht jedoch nur so lange vor sich als die sie bedingenden Ursachen wirken. Eine bleibende Disposition zu derselben kann also dem Stecklinge nicht aufgezwungen werden.

Direct hemmend auf die Bildung des Callus und dadurch eine einseitige Ausbildung desselben hervorrufend, wirken trockene Luft und Gypsverband.

Die eingegypsten Gewebe behalten lange Zeit hindurch ihre Wachsthumsfähigkeit.

Ragen die Stecklinge mit dem einen Pole in feuchte Luft, während der andere in Sand oder Wasser sich befindet, so bewirkt diese Ungleichheit in den äusseren Bedingungen ebenfalls eine einseitige Ausbildung des Callus. Hierbei kommen Correlationswirkungen zur Geltung.

Der Callus producirt auch dann Sprosse, wenn solche seitlich aus Knospen entstehen.

Fehlen dem Stecklinge alle seitlichen Organe (Sprosse und Wurzeln) und der apicale Callus, so kann der basale Callus bei aufrechter Stellung des Stecklings gezwungen werden, Sprosse zu bilden.

Werden Stecklinge von Populus mit einem Ringelschnitte versehen, so verhält sich jedes Theilstück in Bezug auf Callusbildung genau so wie ungeringelte Stecklinge. Die Ringelung kommt also in dieser Hinsicht einer vollständigen Trennung gleich, und jedes Theilstück stellt sich daher auch in Rücksicht auf die Callusbildung als physiologisches Individuum dar.

Die durch den Ringelschnitt isolirten Theile eines Stecklings können nachträglich nicht wieder zu einer Einheit verbunden werden, sofern nicht die Continuität der Rinde wieder hergestellt wird.

Es ist unmöglich, mit Hilfe eines Gypsverbandes, welcher die geringelte Stelle umschliesst, den Steckling zu zwingen, auf

einem anderen Wege als in der Rinde die Gesammtheit der plastischen Stoffe zureichend zu leiten.

Bei der Production der Sprosse aus dem Callus, sowohl dem apicalen als auch dem basalen, ist der Einfluss des Lichtes ohne wesentliche Bedeutung, hingegen spielt neben der Induction durch die polaren Eigenschaften des Stecklings die Schwerkraft dabei eine Rolle. Sie allein ist die Ursache, dass der basale Callus bei Inversstellung des Stecklings Sprosse producirt.

Leipzig, den 6. Juli 1894.







Die schizolysigenen Secretbehälter.

Von

Willy Sieck.

Mit Tafel VI—IX.

Einleitung.

Die Excrete finden sich sehr häufig in intercellularen Behältern. Diese Behälter entstehen auf dreierlei Art, entweder durch Auseinanderweichen ursprünglich verbundener Zellen, man nennt sie dann schizogene oder durch Auflösen bezw. Zerreissen der Membranen einer Gruppe von Zellen, sie heissen dann lysigene oder rhexigene (de Bary) Excretbehälter oder endlich durch Combination beider Entstehungsarten, indem zuerst ein Auseinanderweichen und sodann Auflösung beobachtet wird; für diese Gruppe von Secretbehältern führte Tschirch[1]) den Namen „schizo-lysigene Räume" ein.

Bei der Untersuchung tropischer Secretpflanzen an Ort und Stelle durch Tschirch hat sich herausgestellt, dass die letztere Entstehungsart häufiger ist als man vermuthen sollte. Bei sehr zahlreichen Pflanzen, denen man lysigene Gänge zuschrieb (Copaifera, Dipterocarpus, Rutaceen), fand Tschirch[2]), dass der Kanal, wenn man ihn bis zu seiner ersten Anlage verfolgt, schizogen angelegt wird und sich nur lysigen erweitert. Es ist wahrscheinlich, dass sich das Vorkommen wirklich rein lysigener Gänge auf wenige Fälle beschränkt.

---

1) Anatomie, p. 329.

2) Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, Nov. 1889.

Tschirch[1]), welcher in den letzten zehn Jahren sich das Studium der Secretionsräume ganz besonders angelegen sein liess, erwähnt, dass das sogenannte Secernirungsepithel, welches den Kanal auskleidet, niemals Harz oder ätherisches Oel enthält, also auch niemals diese Stoffe als solche in den Kanal secerniren kann, das Secret sich vielmehr stets erst in dem Intercellularkanal, wahrscheinlich unmittelbar nach Austritt der resinogenen Substanzen durch die Membran der Secernirungszellen, an der Aussenseite derselben bildet. Selbst in den jüngsten Stadien enthält nur der Kanal, nie die Secernirungszellen Secret. Schon die jüngsten Secretbehälter sind vollständig mit Secret erfüllt und oftmals erhält man den Eindruck, dass es das Secret ist, welches den Kanal erweitert.

Neuere Untersuchungen über die schizogenen Gänge hat Bêcheraz[2]) im pharmaceutischen Institute Bern angestellt. Auf dieselben komme ich weiter unten zurück.

Aber auch bei den lysigenen Gängen entstammt nach Tschirch's Untersuchungen das Harzsecret zum allergeringsten Theile einer, in ausgiebiger Weise überhaupt sehr seltenen, Membranmetamorphose, auch hier werden die resinogenen Substanzen von dem umgebenden Gewebe in den Kanal secernirt um dort die Umbildung in Oel und Harz zu erleiden. Diese Umbildung muss ein rein chemischer Process sein, der unabhängig von dem Plasma und seinen Lebensäusserungen verläuft. Denn man findet selbstverständlich niemals weder in dem schizogenen, noch dem lysigenen Secretraume lebendes Protoplasma. Bei den meisten schizo-lysigenen Gängen sind die Membranen der den Kanal auskleidenden Zellen nur stark obliterirt, nicht eigentlich aufgelöst. Aber auch wenn sie alle gelöst wären, würden sie doch nicht die grossen Mengen Secretes, die man in dem Kanale findet, liefern können.

Die Secretbehälter weichen nun sowohl in ihrer Gestalt und Grösse, als auch in Bezug auf den Inhalt von einander ab. Weil ihre Inhaltskörper mannigfache Verwendung finden, sind sie schon oft untersucht worden. Die Resultate dieser Unter-

1) Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, No. 9, 1889.

2) Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft, Bern 1893.

suchungen weichen, besonders was die lysigenen Gänge betrifft, in so vielen Punkten von einander ab, dass, wenn man die diesbezügliche Literatur durchsieht, man auf viele Widersprüche stösst. Während der eine Autor glaubt, den Nachweis geführt zu haben, die Entwickelung sei rein lysigen, meint ein anderer, dass die Entstehung des Secretraumes schizogen sei; dann findet sich ein dritter, welcher wieder der Ansicht des Ersteren ist.

Ueber das bisher Ermittelte mag an dieser Stelle kurz referirt werden:

De Bary[1]) äussert sich über die Familie der Rutaceengruppe, d. h. die Familien oder Abtheilungen der Rutaceen, Diosmeen, Boronieen, Zanthoxyleen, Flindersieen, Toddalieen (Skimmia), Aurantiaceen, Amyrideen mit Ausnahme der Simarubeen und Zygophylleen (Rutaceengruppe im Sinne von Bentham und Hooker), dahin, dass die Entstehung ihrer Oellücken wohl in allen Fällen die lysigene sei.

Haberlandt[2]) hebt hervor, dass in manchen Fällen der Drüsenraum schizogen angelegt und später auf lysigene Art noch erweitert wird. Beobachtet hat er diese Entstehung in dem Laubblatte von Ruta graveolens. Haberlandt spricht dann die Vermuthung aus, dass dies möglicherweise öfters vorkomme und die Ursache sei, dass sich die Angaben der Autoren betreffs der Entstehungsweise verschiedener Drüsen nicht selten sehr widersprechen. Durch das Gesammtwachsthum des Organes würde aber in jedem Falle noch eine ansehnliche Erweiterung des Raumes bewirkt. Auf diese Ansicht werde ich im Verlauf meiner Arbeit nochmals zurückkommen.

Ein Jahr später wurde Ruta graveolens von Kienast[3]) einer eingehenden Untersuchung unterworfen, dessen Resultat darauf hinausläuft, dass er ganz positiv die Behauptung aufstellt: „Die Entwickelung ist lysigen". Kienast findet eine durch besondere Eigenschaften ausgezeichnete Mutterzelle, welche durch ziemlich regelmässige radiale Theilungswände in vier Tochterzellen getheilt wird. Theilungswände, die in den verschiedenen

1) Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, pag. 219.

2) Physiologische Pflanzenanatomie, pag. 329.

3) Inaugural-Dissertation, Königsberg 1885.

Richtungen die Zellen durchziehen, bilden nun einen Complex von vielen Zellen, in dessen Mitte die Bildung eines Oeltropfens erfolgt, der sich durch Resorption der Einzelzellen und ihrer Wände bis zur vollständigen Ausfüllung des von dem Complexe eingenommenen Raumes vergrössern kann.

Van Tieghem[1]) hält die Behälter von Ruta für schizogen, während Tschirch[2]) sich wieder der Ansicht de Bary's anschliesst, indem er zwei verschiedene Arten unterscheidet; einmal solche, wo die Entstehung aus vorgebildeten Zellgruppen erfolgt und dann solche, wo normales Gewebe der Auflösung anheimfällt (Harzgallen). Für die erste Gruppe führt Tschirch die ganze Rutaceengruppe an, besonders Ruta graveolens, die Diosmeae (Barosma, Diosma, Empleurum: Fol. bucco), Dictamnus und die Aurantieae (Citrus); während die zweite die Coniferen, Copaifera, Styrax, Andira, Eperua und Dipterocarpus, vielleicht auch Liquidambar, Myroxylon und Acacia Catechu umfasst.

Besonders zahlreich sind die Widersprüche über die Oelbehälter der zur Gruppe der Rutaceen gehörenden Aurantiaceen.

Kieser[3]), welcher zu Anfang dieses Jahrhunderts die Oelbehälter von Citrus in das Bereich seiner Untersuchungen zog, hat sich so undeutlich ausgedrückt, dass man von dieser Arbeit ganz absehen kann.

Martinet[4]), welcher Citrus im Jahre 1872 einer eingehenden Untersuchung unterzogen hat, sagt darüber Folgendes: „Les parois des cellules de la partie centrale de ce tissu semblent s'amincir et l'on voit bientôt une petite cavité apparaître en ce point. La substance sécrétée commence à s'accumuler dans cette cavité qui s'agrandit rapidement, et, finalement, gagne les parties les plus périphériques de la glande. Il est assez facile de suivre la marche de ce phénomène, car pour peu qu'une coupe à travers une jeune orange soit heureuse, celle montre ordinairement des glandes à tous les états de développement, et permet en outre de suivre le phénomène de résorption dans ses diverses phases."

---

1) Ann. d. Sc. Nat. Botan. Sér. VII, Tome I, 1886.

2) Angewandte Anatomie, pag. 509, 1889.

3) Mémoires sur l'organisation des plantes, Harlem 1812, pag. 107.

4) Organes de sécrétion des végétaux. Ann. d. sc. nat. 5e série Bot. vol. XIV, pag. 207/8.

Martinet ist darnach der Ansicht, dass die Anlage schizogen ist; er gebraucht zwar nicht diesen Ausdruck, aber: „Die Wände der central gelegenen, besonders charakterisirten Zellen des Gewebes verdünnen sich und an diesem Punkte erscheint eine kleine Höhle;" besagen dasselbe. Die Zeichnungen, welche der Arbeit beigefügt sind, lassen aber von einer schizogenen Anlage nichts erkennen. Martinet findet feste Körner in den Zellen, welche für den Kanal vorgebildet sind, wodurch sich diese Zellen von den benachbarten Zellen unterscheiden, da diese sie nicht enthalten. Diesen Körnern habe ich bei der Untersuchung meine besondere Aufmerksamkeit geschenkt und werde später darauf zurückkommen.

Chatin[1]), welcher sich im Jahre 1875 mit den Secretbehältern von Citrus beschäftigt hat, fasst seinen Befund in folgende Worte zusammen: „Les cellules du centre de l'organe ne tardent pas à se rompre, leurs parois disparaissent, et durant un certain temps la glande n'est plus composée que de quelques assises de cellules périphériques riches en globules oléagineux et circonscrivant une cavité centrale dans laquelle se rassemblent ceux de ces mêmes globules que la résorption cellulaire met successivement en liberté. Cette résorption s'étend d'ailleurs aux éléments périphériques, et bientôt la place où s'était formée la glande où elle à vécu et fontionné, n'est plus représentée que par ce réservoir rempli d'huile essentielle."

„Die Zellen der Mitte des Organes gehen auseinander." Meiner Ansicht nach ist dies schizogen, während andere Autoren, z. B. Tschirch[2]), indem er dieselbe Arbeit citirt, gestützt auf die Abbildungen, behaupten, Chatin sei der Ansicht, die Entwickelung sei rein lysigen. Auch hier finde ich in den beigefügten Tafeln nicht die geringste Andeutung eines schizogenen Ganges. Wenn Chatin einen solchen gefunden hätte, so würde er ihn auch sicher gezeichnet haben. Eine Beobachtung Chatin's möchte ich nicht unerwähnt lassen, nämlich, dass für den Kanal schon in ganz kleinen Blättern das Gewebe, welches der Auflösung anheimfällt, besonders charakterisirt ist.

---

1) Études sur les glandes foliaires intérieures. Ann. d. sc. nat. 6e série Bot. vol. II, pag. 203.

2) Anatomie, pag. 511.

Berthold[1]) hat die Entwickelung der Secretbehälter in den jungen Blättern von Citrus untersucht; er fand, dass diese Secretbehälter schizogenen Ursprungs sind. Die ersten Tröpfchen des Secretes treten innerhalb der gequollenen Zellwände einiger Zellen auf, welche dann zu einem intercellular liegenden grösseren Tropfen zusammenfliessen. Dann aber bilden sich die Secretbehälter lysigen weiter, indem die dem kleinen Interzellularraum angrenzenden Zellen ihre Wände verdünnen und lösen, wodurch ein grösserer Hohlraum entsteht, der durch Lösung weiterer Zellwände und durch Dehnung der umgebenden intacten Zellen immer mehr heranwächst.

Tschirch[2]) führt unter Aurantium das bisher darüber Ermittelte resümirend an, indem er sagt, dass die grossen Oelbehälter in den Blättern von Citrus wohl lysigen entstehen. Ebenso die Oelbehälter in den unreifen Früchten und der Fruchtschale. Sie entständen durch allmähliche Auflösung eines ovalen Complexes dünnwandiger Zellen, in denen schon frühzeitig Oeltröpfchen aufträten, die, wenn die Resorption der Zellwände weiter fortgeschritten, zu grösseren Tropfen zusammenfliessen. Darnach charakterisiren sich diese Oelbehälter als Intercellularräume, welche durch Auflösung der Zellmembranen einiger Zellen entstanden sind und sich durch weiter fortschreitende Resorption weiterer, benachbarter Zellmembranen erweitert haben. Es wird hier ausserdem noch erwähnt, dass die Membranen der die Oelräume begrenzenden dünnwandigen, tangential gestreckten Zellen meist durch Infiltration des verharzten Oeles gelb bis braun gefärbt erscheinen.

Möller[3]) äussert sich über die Blätter, Früchte und Fruchtschale von Citrus dahin, dass die grossen Oelräume im Mesophyll lysigen seien.

Arthur Meyer[4]) führt das von **Berthold** über Citrus Gesagte wörtlich an und pflichtet dessen Ansicht bei. Seine Angaben über die unreifen Früchte und über die Fruchtschale bringen über die ersteren die eigentliche Entwickelungsgeschichte

1) Protoplasmamechanik 1886, pag. 25.
2) Realencyclopädie der gesammten Pharmacie 1887, pag. 31.
3) Lehrbuch der Pharmacognosie 1889, pag. 45.
4) Wissenschaftliche Drogenkunde 1891, pag. 413.

nicht, wohl aber behauptet er, dass eine Auflösung der Zellmembranen stattfindet und dass alle Membranen der Zellen der Umgebung des Secretbehälters in Schwefelsäure löslich sind.

Derselben Ansicht, wie Möller, ist auch Flückiger[1]), er sagt: „Die schon in den jüngsten Blättern angelegten Oelräume der Citrusblätter gehören zu der Klasse der intercellularen lysigenen Secretionsorgane," dasselbe sagt er von den Oelräumen in den unreifen Früchten.

A. Leblois[2]) beschäftigte sich im Jahre 1887 eingehend mit dem Studium der Secretbehälter in Citrus Aurantium. Sie sagt darüber: „Si nous les étudions dans une tigelle, nous constatons qu'elles prennent naissance dans l'épiderme. Une cellule de cette membrane a la même forme et la même taille que ses voisines, mais son contenu protoplasmique est plus dense. Cette cellule, par deux cloisons en croix, se divise en quatre cellules filles qui s'accroissent vers l'intérieur de la tigelle en repoussant les tissus sous-jacents; puis elles s'écartent l'une de l'autre de façon à laisser au centre un petit méat intercellulaire qui, à peine formé, reçoit déjà l'huile essentielle que lui abandonnent les cellules de bordure. Puis ces cellules s'aplatissent dans le sens tangentiel et s'écartant davantage augmentent le volume du méat. Les deux cellules extérieures se divisent par une cloison parallèle à la surface de la tigelle et les deux cellules les plus extérieures ainsi formées sont alors notablement plus petites que les autres cellules épidermiques; les deux autres cellules continuent à former la paroi de la poche sécrétrice. Puis, toutes ces cellules de bordure s'accroissent et se divisent radialement et tangentiellement de telle façon qu'à l'état adulte la poche est très grande et est entourée de plusieurs assises de cellules allongées parallèlement à la surface de la poche. L'assise la plus interne présente des cellules dont les membranes qui servent de parois à la cavité sont extrêmement minces. A cause du contenu assez épais et de la poche et des cellules qui la limitent, elles sont très difficiles à voir, et pour les apercevoir nettement, il est bon de les colorer fortement, par le brun d'aniline par exemple."

---

1) Pharmacognosie des Pflanzenreiches 1891, pag. 760.

2) Ann. des sciences natur. 7e série, tome VI, pag. 269/70.

Leblois hält die Secreträume hiernach für rein schizogen; dem Kanal fliesst das Oel von den Randzellen zu.

Ueber Boronia elatior[1]) bemerkt dieselbe Autorin: Quant à la structure et au mode de développement de ces poches sécrétrices, les choses se passent d'une manière tres semblable à ce qui se produit chez les Citrus."

Bezüglich der Anacardiaceen[2]) hat Leblois eine andere Meinung wie Chatin: „M. J. Chatin a étudié le développement de ces canaux sécréteurs dans le pétiole du Schinus molle. Pour lui ils se forment de la même manière que les poches sécrétrices, c'est-à-dire par résorption du tissu. Il s'exprime de la façon suivante: „Au point où se formera un de ces canaux, on voit s'opérer une multiplication cellulaire analogue à celle qui a été signalée dans les glandes foliaires. Les cellules ainsi différenciées augmentent rapidement en nombre et en volume; de bonne heure, les plus centrales se désagrègent et forment ainsi une cavité intérieure dans laquelle se rassemblent des gouttelettes d'huile essentielle." Nous avons également étudié le développement des canaux sécréteurs du Schinus molle, et nos conclusions sont loin de concorder avec celles de M. J. Chatin."

Es folgt dann in der Arbeit Schinus molle; die betreffende Stelle, welche hier von Wichtigkeit ist, hat folgenden Wortlaut: „Tout autour il existe plusieurs assises de très petites cellules, mais à ce moment il n'y a encore eu nullement disparition de cellules. Il en est de même plus tard; aucune cellule n'est résorbée, mais les petites cellules décrites plus haut se multiplient beaucoup et se divisent par des cloisons tangentielles et radiales; le nombre des cellules de bordure a augmenté et la lacune a augmenté en même temps en conservant sa forme."

Während Chatin behauptet, die Kanäle seien hier lysigen, sagt Leblois, dies sei nicht der Fall, der Raum sei rein schizogen.

Von Höhnel[3]) sagt über die Secretbehälter der Rutaceen: „Was die bekanntlich mit Drüsen reichlich versehenen Arten

---

1) l. c., pag. 271.

2) l. c., pag. 295.

3) Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien, LXXXIV. Band, III. Heft 1881, pag. 576/7.

der Rutaceengruppe (im Sinne von Bentham und Hooker) anbelangt, so habe ich mich mit denselben nur wenig beschäftigt. Bei Callionema sp., Correa alba, Citrus Aurantium, Toddalia aculeata, Boronia alata und Ptelea trifoliata habe ich mich davon überzeugt, dass die Drüsen auf lysigene Weise entstehen. Speciell für Ptelea trifoliata möchte ich den lysigenen Entstehungsmodus betonen, da Frank für diese Art den schizogenen angiebt. De Bary hingegen vermuthete richtiger Weise trotz Frank's Angaben per analogiam die lysigene Natur der Drüsen von Ptelea. Bei Citrus Aurantium entsteht in den Blättern die äussere Partie der Drüse bestimmt aus der inneren Hälfte der Epidermis. Mit Reserve kann ich dies auch für Correa alba und Toddalia aculeata angeben. Bei diesen drei Arten ist eine gewisse Beziehung der Drüsen zur Epidermis auch im fertigen Zustande nicht zu verkennen, indem jene Epidermiszellen, welche an der Bildung der Drüse betheiligt waren, immer mehr weniger auffallend von den angrenzenden verschieden sind. Bei Citrus Aurantium z. B. sind die Cuticularschichten derselben homogen und nicht körnig, der Inhalt durchsichtiger, und sind die Radialwände zum Theil porös."

Bei den Resultaten heisst es: „Hingegen sind die Drüsen der Pflanzen aus der Rutaceengruppe (Callionema, Citrus, Toddalia, Boronia, Correa und Ptelea) lysigenen Ursprungs. Ausgenommen sind nur die von Peganum Harmala."

Frank[1]) fand, dass bei den erst in ausgewachsenen Organen zu Stande kommenden — hysterogenen — Intercellularräumen sowohl die Entstehung, als die Vergrösserung ausnahmslos durch Resorption erfolgte, dagegen würde bei den im Jugendzustande der Organe zugleich mit den Geweben derselben sich bildenden — protogenen — Intercellularräumen die Entstehung entweder durch Trennung oder durch Resorption von Zellen, die Vergrösserung aber typisch durch keine dieser beiden Vorgänge, vielmehr nur durch das mit der Gesammtvergrösserung des Organes Hand in Hand gehende Wachsthum des umgebenden Gewebes hervorgebracht wird. — Bei der Entstehung der inter-

---

1) Habilitationsschrift 1867. Ueber die Entstehung der Intercellularräume der Pflanze.

cellularen Behälter ist immer nur einer der beiden genannten Vorgänge thätig. In gewissem Grade eine Ausnahme hiervon machen die Luftlücken von Typha. Diese luftführenden Hohlräume entstehen durch Auseinanderweichen und Zerreissen des Zellgewebes. Dies ist auch im Grossen und Ganzen bei den Luftgängen von Typha latifolia der Fall, nur kommt dazu ein eigenthümlicher Vorgang. Im Innern und namentlich an den Rändern des sternförmigen Gewebes finden sich lange gestreckte, auf dem Querschnitte rundliche, ebenfalls dünnwandige Zellen, welche schon frühzeitig mit einem in Wasser rasch quellbaren Gummi erfüllt sind. Wenn dann die Bildung des Luftbehälters durch Trennung der sternförmigen Zellen erfolgt, so werden die Membranen der Gummizellen zum grössten Theil in Gummi verwandelt. An den Wänden des Luftganges hängt dann nicht nur das zusammengefallene Gewebe der Sternzellen, sondern auch ein mehr oder weniger in Gummi desorganisirtes Gewebe. Hier ist also auch eine wirkliche Zerstörung einzelner Zellen, auf Resorption der Membran beruhend, bei der Bildung des Intercellularraumes betheiligt.

Ferner berichtet Frank[1]) von einer, von den schizogenen Harzkanälen ausgehenden Auflösung der umliegenden Gewebe im Holze der Kiefer; während Mohl[2]) für alle Arten von Harzkanälen und Harzlücken die gleiche Entstehung aus Intercellulargängen annahm. Da wo dieselben sich bilden, weichen gewisse Zellen auseinander ohne zu verschwinden und der dadurch entstehende Hohlraum füllt sich mit Terpentinöl, er bleibt mit den auseinander gewichenen Zellen ausgekleidet, und diese durch ihre geringe Grösse, zarte Membran und Protoplasmareichthum ausgezeichnet, sind als die Secretionsorgane des Terpentinöls zu betrachten.

Eine entgegengesetzte Ansicht äusserte Karsten[3]), der sich auch Wigand[4]) anschloss, hiernach sollen sämmtliche harzführende Behälter durch Desorganisation von Zellen entstehen, welche ursprünglich dort, wo später der Harzkanal sich befindet, vorhanden

---

1) Krankheiten der Pflanzen, pag. 80.
2) Botan. Zeit. 1859, No. 39 u. 40.
3) Ueber die Entstehung des Harzes u. s. w., botan. Zeit. 1857.
4) Ueber die Desorganisation der Pflanzenzelle, Pringsh. Jahrb. III, p. 165.

waren; im Zellinhalte trete Terpentinöl auf, während die Zellmembranen sich in Harz verwandelten.

Frank[1]) fand die erstere Ansicht zutreffend für die eigentlichen Harzkanäle, welche normal in der grünen Rinde, sowie im Holze, besonders bei der Kiefer vorkommen. Nach dem zweiten Modus sah er die Entstehung der harzführenden Höhlen, welche im Bast älterer Stämme der Thuja occidentalis vorkommen.

Mezger[2]) konnte für die Balsambehälter des alten Holzes von Eperua nur feststellen, dass sie aus sich auflösenden strangförmigen Holzparenchymmassen entstehen, bemerkt dann aber, dass es nicht ausgeschlossen sei, ob der lysigenen Ausbildung eine schizogene Anlage vorangehe.

Von Copaifera sagt er, dass in den jungen Zweigen im Mark drei bis sechs weite, wohl zweifellos schizogene Balsamgänge, im primären Rindenparenchym ein Kreis analoger Gebilde liegen.

Tschirch[3]) fand, dass bei Copaifera (diese Untersuchungen wurden an Herbarmaterial vorgenommen) Auflösung der Zellmembran stattfindet. Durch weitere Arbeiten[4]) an frischem Material in Buitenzorg stellte er jedoch später fest, dass hier keine rein lysigene Bildung vorliegt, sondern die jüngsten Stadien schizogen angelegt sind; die Kanäle also schizo-lysigen sind.

Nachdem ich so in dem Vorangegangenen einen Ueberblick über das bisher Ermittelte der zu betrachtenden Gebilde gegeben habe, schreite ich zur Wiedergabe meiner eigenen Untersuchungen und der Resultate, welche durch dieselben erzielt worden sind.

Zunächst möchte ich hier noch erwähnen, dass mir ein ausgezeichnetes reichhaltiges Material durch Herrn Professor Tschirch zur Verfügung gestellt wurde. Herr Professor Tschirch hatte das Material in Indien eigens zu dem Zwecke gesammelt, um die Entwickelungsgeschichte der Secretbehälter daran zu studiren.

Ich habe nun auf Vorschlag und unter Leitung von Herrn

1) Beiträge zur Pflanzenphysiologie, pag. 119—123.

2) Beitrag zur anatomischen etc. Kenntniss des Holzes von Eperua falcata. Archiv d. Pharm. 1884, pag. 882 u. 885.

3) Anatomie, pag. 514.

4) Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, No. 9, 1889.

Professor Tschirch, gestützt auf dessen reichhaltiges, sowohl in Alkohol, als auch in Sublimat conservirtes Material, versucht, folgende Fragen zu lösen:

1. Wo kommen schizo-lysigene Räume vor?
2. Wie entstehen dieselben?
3. Wo ist der Sitz der Secretbildung zu suchen?

Specieller Theil.

Zunächst sei die Terebinthinen-Gruppe besprochen, speciell die Rutaceen. Eichler giebt in seinem Syllabus folgende Uebersicht über die Terebinthinen:

1. Rutaceen,
   a) Ruteae,
   b) Diosmeae,
   c) Aurantieae.
2. Zygophyllaceae,
3. Meliaceae,
4. Simarubaceae,
5. Burseraceae,
6. Anacardiaceae.

Nach dem Syllabus von Engler gehören noch folgende Familien zu dieser Gruppe:

d) Cusparieae,
e) Boronieae,
f) Zanthoxyleae,
g) Amyrideae,
h) Toddalieae.

Engler schliesst die Anacardiaceen und Zygophyllaceen nicht direct an die Rutaceengruppe an, dagegen die Simarubaceen, Burseraceen und Meliaceen.

Ruteae.

Ruta graveolens.

Die Angehörigen der Gattung Ruta weisen das Vorkommen von kurzen, blind endigenden, geschlossenen Oelbehältern in ihrem

Gewebe auf. Sie kommen in dem Stengel, in den Laub-, Hoch-, Kelch-, Blumen- und Fruchtblättern vor. Die meisten dieser Theile geben schon auf den ersten Blick das Vorhandensein der Oelbehälter durch kleine Punkte von tiefer schattirter Färbung, als diejenige der sie enthaltenden Pflanzentheile zu erkennen. Man kann sie mit kleinen Vertiefungen der Oberhaut vergleichen, die eine etwas dunklere Farbe besitzen.

Bei Betrachtung der Blätter in durchfallendem Lichte erscheinen die Oelbehälter als helle durchsichtige Punkte im Blatt. Oft gewahrt man hierbei an verschiedenen Stellen weitere helle Punkte, die bei Besichtigung in auffallendem Lichte nicht sichtbar sind. Es liegt dieses, wie Querschnitte durch das Blatt beweisen, daran, dass die Oelbehälter an solchen Stellen tiefer im Gewebe der ziemlich dicken lederartigen Blätter liegen. Bentham und Hooker, sowie Endlicher[1]) bezeichnen diese Blätter als „folia glanduloso-punctata".

Die Gestalt der Behälter ist, wie sich aus den auf Längs- und Querschnitten meist kreisförmigen Begrenzungslinien schliessen lässt, im Allgemeinen die einer Kugel, die jedoch auch in die eines Ellipsoïdes übergehen kann. Gewöhnlich ist dann auch hier die grössere Axe senkrecht zur Blattfläche gelegen. Die Grösse der Oelbehälter ist ebenfalls weder für alle Arten, noch für Pflanzen derselben Art und auch nicht für die Theile derselben Pflanze gleich. Ich fand hier den Durchmesser = 0,015 bis 0,12 mm.

Die Lage der Behälter im Querschnitt des Blattes ist gewöhnlich der Art, dass sie mit einem Theile der Begrenzungszellen an ein Stück der Epidermis anstossen, das meistens aus zwei Zellen gebildet wird. Häufiger findet sich ein Anschluss der Behälter an die obere als an die untere Epidermis.

Bei der Betrachtung des Längsschnittes eines jugendlichen Blattes von Ruta graveolens gewahrt man zunächst, dass sich nicht alle, später in demselben vorhandenen Oelbehälter gleichzeitig entwickeln, sondern dass sie in ihrer Entwickelung um so weiter vorgeschritten sind, je weiter sie nach der Spitze des Blattes, den ältesten Theilen desselben, einerseits und andererseits

1) Genera plantarum, Vol. I, pars. I.

nach dem Rande desselben hin gelegen sind. Nach der Basis zu fortschreitend, gewahrt man immer frühere Zustände der Entwickelung, welche sich bis in die Nähe des Insertionspunktes des Blattes verfolgen lassen, an diesem selbst jedoch, wie in dessen unmittelbarer Umgebung findet keine Anlage eines Behälters statt.

In einer Umgebung von ziemlich gleich gestalteten und gleich gebauten Zellen des Blattgewebes, deren Blattgrünkörnchen noch sehr klein und von mattgrünlicher Farbe sind, gewahrt man eine, wie die übrigen polyëdrische Zelle, deren ungefähre Grösse einem Durchmesser von 0,015—0,019 mm entsprechen würde. Sie zeigt einen des Blattgrüns entbehrenden und durch ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen auffallenden, sehr fein granulirten Inhalt, der sich als Protoplasma kennzeichnet. Ein etwas dunklerer rundlicher Körper, der mit einem helleren Schein umgeben ist, erweist sich durch seine Reaction mit Jod und Hämatoxylin als Kern. Bisweilen ist diese Zelle von blattgrünhaltigen anderen Zellen umgeben. Dass hier, wie die Meinung Chatin's[1]) für Citrus Aurantium und auch die Blenk's[2]) ist, ein Verschwinden des Chlorophylls, also ein vorheriges Vorhandensein desselben in der Mutterzelle stattgefunden hat, ist nicht anzunehmen.

Die Zelle wird von vornherein differencirt als Idioblast angelegt und enthält in keinem ihrer Entwickelungsstadien Chlorophyllkörner.

Häufiger als diese Mutterzelle lassen sich weitere Zustände der Entwickelung der Oelbehälter beobachten. Man bemerkt, dass eine zur Blattfläche senkrechte Theilungswand die Mutterzelle in zwei Tochterzellen geschieden hat, die ihrerseits durch Theilungswände, welche auf der ersteren nahezu senkrecht stehen, in drei bezw. vier Zellkörper geschieden werden, die auch im Querschnitt erkannt werden können und durch ihren ziemlich grossen Kern und protoplasmatischen, nicht blattgrünhaltigen Inhalt leicht in's Auge fallen. Soweit stimmen meine Beobachtungen mit denen von Kienast überein. Kienast äussert sich nun dahin, dass die Theilungswände sehr zart und wider-

1) l. c., pag. 202.

2) Ueber die durchsichtigen Punkte in den Blättern. Flora No. 15, 1884, pag. 276.

standslos seien, da sie oft schon durch das das Präparat umgebende Wasser verändert würden. Glycerin, Alkohol und andere Reagentien zerstörten sie gänzlich; es sei anzunehmen, dass hier der protoplasmatische Stoff noch keine Veränderung, keine Mischung mit einem dem ätherischen Oele in seinen Eigenschaften gleichkommenden Körper erfahren habe, sondern noch so in den aus der Mutterzelle gebildeten ersten Tochterzellen bestehe, wie er in der Mutterzelle vorhanden war.

Ich habe bei Ruta nur frisches Material untersucht und die Schnitte direct in eine Mischung aus gleichen Theilen Glycerin und Wasser gelegt. Es handelte sich für mich darum, mit der Entwickelungsgeschichte gleichzeitig den Sitz der Secretbildung festzustellen. Einmal zieht, indem man das Messer über die Schnittfläche gleiten lässt, dasselbe Tropfen des Secretes mit und führt sie so an Orte, wo sie ursprünglich nicht vorhanden waren, andererseits treten Verschiebungen ein, sobald man das Präparat in Wasser legt. Ferner erfolgt starkes Aufquellen der Zellwandungen in der Mitte des Kanales; also Veränderungen der Zellmembranen. Um dies zu verhüten und das Secret, sofern sich eine nicht angeschnittene Zelle im Kanal fand, genau beobachten zu können, wählte ich eine Mischung aus gleichen Theilen Glycerin und Wasser.

Die Entwickelung ist folgende: die centralgelegenen Zellen des Kanals weichen von einander, es entsteht ein kleiner Hohlraum; die Zellwände zeigen starke Quellfähigkeit, sie scheinen den Charakter von Schleimmembranen zu tragen. Ich habe diese Beobachtung auch bei Schnitten gemacht, die ich direct in Wasser legte; Chloralhydrat bewirkte starkes Aufquellen, so dass der schizogene Raum wieder vollständig geschlossen wurde. Entfernte ich dann die Reagentien durch Auswaschen und fügte Alkohol hinzu, so trat der schizogene Raum alsbald wieder deutlich hervor. Ich versuchte den Schleim weiter zu charakterisiren, indem ich die Farbstoffaufnahme des Schleimes nach Walliczek[1]) benutzte. — 1. Man legt den Schnitt direct in Bleiessig, wäscht mit Alkohol gut aus und lässt sehr verdünnte

1) Studien über den Membranschleim vegetativer Organe. Inaugural-Dissertation Bern 1893, Separatabdruck aus Pringsheims Jahrb. f. w. B., pag. 224—226.

alkoholische Eosinlösung zufliessen. Es soll sich nun sowohl das Gewebe, wie die Schleimzellen färben. Nach Auswaschen mit Alkohol bleibt dann das Gewebe und die Schleimzellen gefärbt; säuert man aber den Alkohol mit Essigsäure oder Salzsäure an, so wird zuerst das Gewebe, dann die Schleimzellen entfärbt.

2. In verdünntem Eosinalkohol färben sich Schleim und Bastzellen schön rosa, das übrige Gewebe nur theilweise, letzteres lässt sich durch längeres Liegen in Alkohol wieder entfärben, während die Schleimzellen den Farbstoff länger speichern. (Hier vertritt Walliczek eine entgegengesetzte Ansicht wie Lauterbach bei den Cacteen.)

3. Congorot färbt die Schleimzellen intensiv, das übrige Gewebe fast garnicht. Die Farbe ist ziemlich anhaftend und verträgt längeres Waschen mit Alkohol.

Wiederholt habe ich diese Färbungen auch bei anderen Pflanzen versucht, aber meist ohne Erfolg. Man ist eben noch nicht in Besitz einer guten Reaction für jede Art Schleim. Ich habe zwar geringes Eintreten der Reaction wahrgenommen, doch so undeutlich, dass ich auf diese Beobachtung Schlüsse nicht basiren möchte. Jedenfalls ist mir das Quellen in Wasser und Chloralhydrat und die Contraction mit Alkohol Beweis genug und muss genügen, so lange keine besseren Mittel gefunden werden, den Schleim als solchen zu charakterisiren.

Oben habe ich bereits angeführt, dass die Anlage des Oelraumes schizogen ist. Aber noch eine andere Beobachtung konnte ich machen, als der Schnitt in Glycerinwasser lag. Ich konnte nämlich den Ort der Secretabscheidung feststellen. Von den dem Kanal zunächst gelegenen Zellen waren zwei mit gegen den Kanal gerichteten Kappen versehen. Es hatte sich der äusserste Theil der Membran von dem inneren Theile derselben abgehoben und hier war eine hyaline gelbliche Flüssigkeit mit kleinen Körnchen abgeschieden. Durch stark verdünnte Ueberosmiumsäure wurde die in Frage stehende Flüssigkeit schwach braun gefärbt. Diese Färbung beruht auf der allgemeinen Eigenschaft der ätherischen Oele, aus der Ueberosmiumsäure durch Reduction derselben metallisches Osmium abzuscheiden. Es wurde nur der Inhalt der Zellkappen gebräunt, dagegen nicht der

Inhalt der secernirenden Zellen. Der Intercellularraum war eben erst angelegt und schien Schleim zu enthalten nach der oben angeführten Reaction. —

Es ist nach diesen Ergebnissen also mit Bestimmtheit zu schliessen, dass das in die Behälter abgeschiedene und sie erfüllende Secret ätherisches Oel ist, welches sich in der Zellmembran bildet. — Nur hier ist der Sitz der Secretbildung. —

Die Ansicht N. J. C. Müller's[1]), dass ein einen Zwischenzellraum erfüllendes harzartiges Secret durch eine Wanderung durch weite Gewebepartien in jene hineingelange, hat demnach für die Oelbehälter keine Berechtigung. Die zuweilen im umliegenden Gewebe zerstreuten Oeltröpfchen, welche seine Behauptung unterstützen könnten, können nach den angeführten Resultaten meiner Beobachtungen nur durch das die Behälterwände durchschneidende Messer in das umliegende Gewebe übertragen worden sein.

Den weiteren Verlauf erkläre ich mir nun folgendermassen: Es erfolgt zwischen der intercellularen und der äusseren Membran allmählich eine immer grössere Abscheidung von Secret, so dass schliesslich, zumal die äussere Membran eine Schleimmembran ist, diese dem Drucke nicht mehr Widerstand zu leisten vermag und platzt, das Secret also in den schizogenen Raum tritt. Nun vermag aber auch die innere Zellmembran dem Drucke, welchen der Inhalt ausübt, nicht mehr zu widerstehen, sie zerreisst; gleichzeitig findet ein Verschleimen der Intercellularsubstanz statt, es erfolgt Auflösung. Letzteres habe ich häufig beobachten können; die Zelle geht zu Grunde. Dieser Vorgang wiederholt sich nun bei allen Zellen, welche für den Kanal vorgebildet sind; so erklärt es sich denn auch, dass man oft nackte Protoplasten findet. Gleichzeitig geht aber der Process bei allen Zellen nicht vor sich, denn ich fand wiederholt noch einzelne vollständig erhaltene Zellen im Kanal.

Wir haben es hier also thatsächlich mit einer schizo-lysigenen Bildung eines Secretbehälters (im Tschirch'schen Sinne) zu thun

---

1) Untersuchungen über die Vertheilung des Harzes, ätherischen Oeles etc., Pringsheims Jahrb. V, p. 387 ff.

und den Sitz der Secretbildung in der Zellmembran zu suchen (Fig. 1—6).

Diosmeae.

Dictamnus albus.

Meine Untersuchungen erstreckten sich auch hier nur auf frisches Material; die Schnitte legte ich analog dem Verfahren bei Ruta in Glycerinwasser. Den Befund will ich nicht in der ausführlichen Weise behandeln, wie bei Ruta, da ich hier im wesentlichen dieselben Resultate erzielte.

Die Anlage des Oelbehälters geht, wie ich in einigen Fällen sehr gut beobachten konnte, meistens von einer unter der Epidermiszelle liegenden, sich durch ihren Inhalt besonders charakterisirenden Blattparenchymzelle aus; nicht, wie Rauter[1]) bei Dictamnus Fraxinella beschreibt, von zwei Zellen, einer Epidermiszelle und einer darunterliegenden Blattparenchymzelle. Rauter meint, dass die erstere, also die Epidermiszelle, sich successive in vier in der Fläche kreuzweise gestellte Zellen theilt, von denen jede weiter getheilt wird in eine dem Parenchym angrenzende (innere) und eine oberflächliche. Während diese zur Bildung des die Höhle bedeckenden einschichtigen Epidermisstückes sich weiter vermehren, sollen sich die inneren direct an der Lückenbildung betheiligen. Dem muss ich, soweit meine Beobachtungen reichen, widersprechen. Warum sollen auch bei einer subepidermalen Anlage sich zwei Zellen an der Bildung des Canales betheiligen, während bei der Bildung mitten im Gewebe des Blattes stets die Bildung von einer Zelle ausgeht?

Ich fand eine einzellige Epidermisschicht und darunter im Blattparenchym eine durch Inhalt und Form deutlich von ihrer Umgebung unterscheidbare Zelle, welche durch wechselnd verticale und horizontale Theilungen in zahlreiche Tochterzellen zerfällt, welche lückenlos aneinander grenzen. Das Gesammtbild ist ganz genau wie bei Ruta. Auf dem Querschnitt sieht man einen runden oder ovalen Complex von vielen Zellen, welche sich

---

1) Trichomgebilde, p. 21.

sowohl durch ihren Inhalt, wie ihre zarte Contur, als auch dadurch, dass sie lückenlos aneinander liegen auszeichnen. Der Inhalt dieser Zellen ist körniges Protoplasma. Nachdem die Theilungen und Grössenzunahme beendigt sind, weichen die central gelegenen Zellen von einander, indem sie sich wölben und die äussere dem Kanal zugekehrte Membran verschleimt. Der schizogene Kanal war ganz mit einer Schleimmasse erfüllt, welche durch Alkohol granulirt gefällt wurde, in Wasser aber wieder stark aufquoll.

Man beobachtet alsbald das Auftreten der Kappen, wie ich dies bei Ruta genauer beschrieben habe. Eine besonders schön und gross ausgebildete Kappe fand ich hier beim Kanal Fig. 11 *n*. Diese Zelle habe ich in Fig. 12 besonders wiedergegeben; in der Kappe befand sich ein gelblicher hyaliner Inhalt; als ich Alkohol zum Object zufliessen liess, zeigten sich in der Kappe grosse Vacuolen, welche vorher mit Secret erfüllt waren.

Alsbald treten nun kleine Tropfen ätherischen Oeles im Kanal auf. Aber nie im Innern der Zellen, wie Rauter dies beschreibt, indem er sagt: „Nachdem die Oelzellen fertig gebildet, treten im dichtkörnigen Protoplasma aller Zellen mehr und mehr zahlreiche Tropfen ätherischen Oeles auf, dann werden die zarten Membranen aufgelöst und die Oeltröpfchen fliessen zu grossen Tropfen zusammen.“ Unter den Zeichnungen, welche seiner Arbeit beigefügt sind, findet sich aber eine deutlich schizogene Anlage.

Die Erweiterung des Kanales erfolgt nun in derselben Weise, wie bei Ruta, centrifugal fortschreitend. Auch hier sieht man nackte Protoplasten, ebenso das Auftreten von eigenthümlich geformten Körnchen, welche ich bei Citrus des Näheren beschreiben werde.

Der fertige schizo-lysigene ölerfüllte Raum wird einerseits von den Epidermiszellen, andererseits von den Zellen des umgebenden Parenchyms begrenzt, welche mehr oder minder zur Oberfläche der Höhlung abgeplattet sind und diese in lückenloser seitlicher Verbindung untereinander abschliessen.

Barosma vulgaris.

Mir stand Alkoholmaterial aus der Sammlung von Professor Tschirch, von Herrn Dr. Marloth in Capstadt gesammelt, zur Verfügung.

Die Entwickelung der Oelbehälter ist hier sicher schizo-lysigen. Ich hatte einen Schnitt, wo die central gelegenen Zellen eben auseinander gewichen waren und die Verschleimung sowohl der dem Kanal zugekehrten Seiten der Zellen, wie die der Seitenwände sehr schön zu sehen waren; besser, wie bei allen anderen Oelbehältern. Leider verunglückte mir das Präparat beim tiefer Einstellen der Linse. Ich habe dann tagelang versucht, ein so junges Stadium wieder zu finden, doch vergebens. Nur fast fertige lysigen erweiterte Kanäle konnte ich sehen.

Boronieae.

Correa alba.

Zur Untersuchung gelangte frisches Material. Die Oelbehälter finden sich hier fast ausschliesslich im Palissadengewebe und gehen aus einer Mutterzelle hervor, welche sich durch beträchtliche Grösse und ihren Inhalt von den übrigen Zellen unterscheidet. Diese Mutterzelle enthält in dieser Entwickelungsperiode ein dicht feingekörneltes Protoplasma. Sie theilt sich successive in mehrere Tochterzellen, welche, nachdem sie einen gewissen Grad der Entwickelung erreicht haben, in der Mitte von einander zu weichen beginnen. Nur einmal habe ich bei dem grossen Material, welches ich durchgesehen, eine Kanalanlage gefunden, wo das Auseinanderweichen an drei verschiedenen Stellen stattfand. Es ist dies der Kanal Fig. 16.

Der Frage, ob dies ein abnormer Fall ist oder häufiger vorkommt, will ich nicht näher treten. Vielleicht könnte man sich auch aus diesem Falle, in dem zugleich ein Verschleimen der Zwischenzellwandungen stattfand, erklären, dass häufig noch einzelne Zellen im Kanal ganz intact sind, während die übrigen zu Grunde gingen.

Die Weiterentwickelung findet hier nun ebenso wie bei

Ruta und Dictamnus statt. Das Verschleimen der Membranen, Kappenbildung und Zerreissen des Gewebes, wie nackte Protoplasten habe ich auch hier beobachtet. Die Wandung der noch im Kanal erhaltenen Zellen war sehr dünn und zart geworden; bei einer Zelle konnte ich noch eine theilweise Trennung von der darunterliegenden Zelle wahrnehmen (Fig. 18).

In der Periode des ersten Auftretens des Oeles im Kanal waren die umgebenden Zellen noch reichlich mit Protoplasma erfüllt, die Secernirungszellen und auch die folgende Zellschicht erschien etwas heller. Durch eine sehr scharfe Contur war der Raum des fertigen Kanales bei dem Querschnitte in Fig. 19 zu erkennen; zumal die in Auflösung begriffenen Zellen sich durch dünne helle Wandungen auszeichneten. In der Mitte dieses Kanales lag ein grosser Tropfen ätherischen Oeles. Ich liess dann während der Beobachtung Alkohol zum Untersuchungsobject zufliessen und entfernte so das Oel. Es entstand dann eine grosse deutlich abgegrenzte Vacuole, welche oben und unten in dem Beleg, welcher zurückblieb, kleine Körnchen zurückliess.

Der fertige Kanal ist durch die dichte Verbindung der Zellen des umgebenden Gewebes fest abgeschlossen. Im Uebrigen sind die umgrenzenden Zellen, wie besonders in dem chlorophyllführenden Blattparenchym anschaulich ist, in ihrem Bau nicht besonders von denen der Gewebemassen verschieden, in welcher die Höhle liegt. Man kann häufig noch innerhalb der Höhle deutliche Reste der theilweise aufgelösten zarten Zellmembranen sehen, welche einen mehr oder minder unregelmässigen Wandüberzug bilden. Die Reste der Zellmembranen gehen vielleicht überhaupt nicht ganz zu Grunde.

Der Kanal ist sicher schizogen angelegt und lysigen erweitert. Das Oel kommt nur im Kanal vor; der Sitz der Bildung desselben liegt wieder in der Zellmembran.

Amyrideae.

Amyris balsamifera.

Das Material bestand aus Blättern in allen Entwickelungsstadien und aus sehr jungen, wie fingerdicken Zweigen und war,

nachdem es in trockenem Zustande in einer verlöteten Blechkiste nach Europa gebracht, hier drei Jahre trocken aufbewahrt worden. Ich legte die Blätter und Zweige zunächst einen Tag in Wasser und conservirte sie dann mit wenig Alkohol.

In der Literatur habe ich weder entwickelungsgeschichtliche Angaben, noch Andeutungen über die Secretbehälter und die Secretbildung bei den Amyrideen gefunden.

Die Secretbehälter finden sich hier nur im Mark; in den Blättern, der Rinde, dem primären und secundären Holz habe ich, trotzdem ich lange darnach gesucht, keine Secretbehälter auffinden können. Das Auftreten der Secreträume im Mark erfolgt sehr frühzeitig, schon in ganz jungen Blattstielen sind sie deutlich zu erkennen; es finden sich meistens nur zwei, seltener drei oder vier ausserordentlich kleine Gänge, in der Regel dicht nebeneinander in der Mitte des Markes. Die Grössenverhältnisse waren in 2 mm dicken jungen, wie in fingerdicken älteren Zweigen dieselben.

Auf dem Querschnitt fällt der Kanal sofort in's Auge, da die grossen mit intercellularen Luftlücken versehenen Markzellen einen Complex von meist zwei, seltener drei Reihen kleiner lückenlos aneinanderliegenden Secretzellen einschliessen. — Wie aus den Abbildungen (Fig. 20) zu ersehen, ist die Anlage schizogen. Ob die Bildung der Zellen nach Art aller schizogenen Gänge durch Theilung einer Mutterzelle vor sich geht, konnte ich nicht genau feststellen, da ich die Entwickelung nicht soweit zurückverfolgen konnte. Die jüngsten Stadien, welche ich auffand, waren in ihrer Entwickelung zu weit vorgeschritten.

Der ganze schizogene Raum war mit einer wohl schleimartigen Masse erfüllt und zwei Zellen zeigten deutliche Kappenbildung, besonders dadurch auffallend, dass in dem schwach gelben Schleim den betreffenden Zellen halbmondförmige dunkelbraune Mützen aufsassen. Diese dunkelbraune Materie (Harz) konnte ich durch wiederholtes Zufliessenlassen von Alkohol entfernen, während der Schleim alsdann schwache Schichtung erkennen liess.

Diese schizogenen Secretbehälter enthalten demnach von ihren jüngsten Entwickelungsstadien an Secret. Ich habe das Vorhandensein von Secret in ganz jungen Gängen im Verlaufe

meiner Arbeit stets sehr deutlich gesehen, und ebenso feststellen können, dass in den den Secretraum mittelbar oder unmittelbar begrenzenden Zellen kein fertiges Secret auftritt, weder in dem zunächstliegenden plasmahaltigen Epithel, noch in den umschliessenden stärkehaltigen oder chlorophyllführenden Begleit- oder Parenchymzellen. Zwar fand ich häufig Oel- resp. Harztröpfchen in den Zellen der Umgebung des Kanales, aber meistens in den Gewebepartien, durch welche das Messer geführt, nachdem es den Kanal durchschnitten hatte; hier konnte ich dann durch verschieden hohe Einstellung des Mikroskopes eine directe Auflagerung mit Leichtigkeit feststellen.

Die Weiterentwickelung des Secretganges schreitet nun in der Weise fort, dass die Zwischenzellwände verschleimen, wie dies in Fig. 21 recht gut zu erkennen ist. Von der Zelle *m* sind bereits die Membranen zweier Seiten verschleimt und bald wird die dritte folgen und die Zelle zu Grunde gehen. Dieser Vorgang wiederholt sich bei allen Zellen des Secretraumes. Ich werde den Vorgang der lysigenen Erweiterung bei den Anacardiaceen ausführlicher beschreiben, da ich hier ausgezeichnetes Beweismaterial für meine Erklärung der schizo-lysigenen Genese gefunden habe.

Der Kanal (Fig. 22) liess Zellfetzen und noch eine vollständig erhaltene Zelle erkennen, während zwei oder drei Zellen bereits der Auflösung anheimgefallen waren. Dagegen giebt uns die Fig. 23 ein Bild des fast fertigen Kanales, welcher noch Zellreste deutlich erkennen liess.

Auch hier liegt eine schizo-lysigene Bildung des Secretraumes vor, dessen Erweiterung durch Verschleimen der Zwischenzellwände erfolgt.

Um einen Beitrag über die chemische Natur der Bildung der Harze im Pflanzenkörper zu geben, habe ich nach Tschirch's Vorgang stets den Nachweis des Phloroglucins zu erbringen versucht. Es ist mir dies bei Amyris balsamifera in ausgezeichneter Weise gelungen. Das Reagens, welches ich hierzu in Anwendung brachte, war die Vanillinlösung nach Behrens[1]) Vorschrift, bestehend aus:

---

1) Tabellen zum Gebrauch bei mikroskopischen Arbeiten 92, pag. 133.

Vanillin	0,005 g,
Alkohol absol.	0,5 „
Wasser	0,5 ccm,
Salzsäure conc.	3,0 „

Schon nach einigen Minuten trat prachtvolle hellrothe, später violettrothe Färbung ein.

Icica bengalensis.

Das Material war in der gleichen Weise präparirt, wie bei Amyris balsamifera und entstammte auch der Tschirch'schen Sammlung.

Bei Icica, welche Pflanze ein Elemiharz durch Anschneiden oder Anbohren ausfliessen lässt, betheiligt sich das primäre Holz in sehr hervorragendem Maasse an der Resinose; schon in ganz jungen (zweijährigen) Zweigen liegt an der Peripherie des Markes, im primären Holze, ein Kreis schizogener Gänge, wie ich einen solchen in Fig. 24 wiedergegeben habe. Im Mark selbst, sowie im secundären Xylem fand ich keine Gänge.

Es tritt zunächst ein Auseinanderweichen einer nicht besonders charakterisirten Gruppe von Zellen ein. Dabei konnte ich einmal ein starkes Verschleimen der Zwischenzellmembranen beobachten. Die Begleitzellen sind dichtgefüllt mit Stärkekörnern. Die Erweiterung schreitet ebenso wie bei Amyris durch Verschleimen der Zwischenzellwände nach und nach weiter fort dem Holzkörper zu, erfasst das umgebende Phloëmparenchym und endlich sogar die Bastzellen. Das Mark hingegen wird nicht in Mitleidenschaft gezogen. Man kann alle Stadien der Auflösung sehr schön beobachten. Häufig ragen noch mehrere ganz erhaltene Zellen in den Kanal, während das umgebende Gewebe der Desorganisation anheimgefallen ist. Die Zellwandungen sind zum grössten Theil bei dem Kanal, den ich in Fig. 25 veranschaulicht, noch mit Secret ausgekleidet und lassen das oben Gesagte deutlich erkennen.

Das Verschleimen der Zwischenzellwandungen habe ich hier und bei sämmtlichen anderen Untersuchungsobjekten gut beobachten können.

Der Nachweis des Phloroglucins gelang mir hier nicht so gut wie bei Amyris, immerhin doch noch deutlich genug, um mit Bestimmtheit dessen Anwesenheit behaupten zu können.

Toddalieae.

Ptelea trifoliata.

Die Gestalt der Oelbehälter ist, wie ich an frischem Material auf Längs- und Querschnitten der Blätter, wo die Begrenzungslinien der Behälter einem Kreise entsprechen, gewöhnlich die einer Kugel, die indessen durch Wachsthumsverhältnisse zuweilen eine Abplattung oder Streckung nach irgend einer Richtung, meistens aber in die Längsrichtung des Blattes erfährt, so dass die Begrenzungslinie einer Elipse gleicht.

Bis zur ersten Anlage der Mutterzelle habe ich hier den Kanal nicht verfolgen können, wohl aber Stadien, welche mir ein deutliches Bild von der schizogenen Entstehung gaben.

Meine Beobachtungen decken sich hier mit denen Frank's[1]). Während de Bary[2]), indem er sich allgemein über die Oelbehälter der Rutaceen ausspricht, behauptet, dass deren Entstehung wohl in allen Fällen die lysigene sei, besonders auf Frank's Arbeit hinweist, mit dem Zusatz: „Auch Frank's Abbildungen über Ptelea trifoliata sprechen nicht hiergegen, wenn gleich seine Beschreibung des Entwickelungsvorganges schizogene Entstehung angiebt.“ De Bary befindet sich hier im Irrthum, denn der Kanal ist ohne Frage schizogen angelegt. Ueber die lysigene Erweiterung sagt Frank nichts. Da Abbildungen zu Frank's Arbeit nicht vorlagen, so kann ich mir kein Urtheil bilden, mit welcher Berechtigung de Bary seine Behauptung aufgestellt hat; jedenfalls befindet sich aber auch Frank im Irrthum, weil er den Kanal für rein schizogen hält.

Bei Ptelea habe ich zuerst das Auftreten der Kappen beobachtet und dann Ruta und Citrus nochmals genauer in der dort beschriebenen Einbettungsflüssigkeit der Untersuchung unter-

---

1) Ueber die Entstehung der Intercellularräume der Pflanzen, pag. 21.

2) Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane, p. 217.

zogen, um auch hier die Kappenbildung zu sehen, und zwar mit Erfolg.

Die Kanäle liegen fast ausschliesslich subepidermal, der protoplasmatische Zellinhalt ist feinkörnig, die Zellen sind von der Umgebung deutlich unterschieden, die im Centrum am schizogenen Raume gelegenen stark gewölbt. Die äusseren Membranen im Innern des Oelganges verschleimen und bald treten die Oelkappen auf, welche hier ganz besonders schön zu erkennen waren. Da diese meine Beobachtung von anderer Seite noch nicht gemacht ist (Berthold und A. Meyer sind die einzigen, welche bei Citrus den thatsächlichen Verhältnissen am nächsten gekommen sind), so habe ich hier die drei Zellen nochmals besonders wiedergegeben (Fig. 28) und verweise hierbei gleichzeitig auf Fig. 12.

Die Kappen enthielten wieder eine gelbliche hyaline Flüssigkeit, welche durch Ueberosmiumsäure gebräunt wurde, also wohl ätherisches Oel war, während ich im benachbarten Zellgewebe keine Farbenerscheinung wahrnehmen konnte; wieder ein Beweis für die Secretbildung in den Kappen.

Nackte Protoplasten, Körnchen und hin und wieder noch ganz erhaltene Zellen im Kanal fanden sich auch hier.

Die schizo-lysigene Genese ist hier identisch mit der bei Ruta, Diosma und Correa.

Aurantieae.

Citrus Aurantium.

Wie ich in der Einleitung ausführlich dargethan, bietet die Literatur über Citrus in Bezug auf die Bildung der Oelbehälter ein merkwürdiges Bild zahlreicher Widersprüche. — Es mag dies daher kommen, dass es thatsächlich mit grossen Schwierigkeiten verknüpft ist, den Entwickelungsgang zu beobachten. Bei meinen Untersuchungen habe ich hier am meisten Zeit und Mühe angewandt, um Klarheit in die Sache zu bringen.

In Anwendung brachte ich frisches Material und befolgte die gleiche Präparationsmethode wie bei den anderen Rutaceen.

Auf dem Querschnitt bietet das innere Blattgewebe die

gewöhnliche Theilung in Palissadenschicht und Schwammparenchym dar. Das Mesophyll ist bedeckt von einer starken Epidermis. Die grösseren Oelbehälter liegen zum Theil im Palissadengewebe, ragen aber zugleich in die Epidermis hinein. Nur ganz junge, noch in der Knospenanlage befindliche Blätter zeigen noch keine Differenzirung, sondern reines Meristemgewebe (Fig. 30); schon in 6 mm langen Blättern habe ich vollständig ausgebildete Oelräume gefunden, welche fast das ganze innere Blattgewebe von der oberen bis zur unteren Epidermis ausfüllen (Fig. 36).

Die Oelräume entstehen wie bei allen anderen Blättern nicht sämmtlich zu gleicher Zeit, sondern je näher man der Basis kommt, um so mehr stösst man auf weniger entwickelte Stadien.

Die Mutterzelle des Oelraumes habe ich nicht auffinden können, dagegen noch sehr junge Anlagen, wo die Mutterzelle in vier Tochterzellen getheilt war. Dieselben hoben sich deutlich von ihrer Umgebung, sowohl durch die Form, wie durch den Inhalt ab. Die Wandungen sind verhältnissmässig dünn, der Inhalt ist hell gefärbt und enthält kein Chlorophyll, wie die benachbarten Zellen, sondern feinkörniges Protoplasma und einen Zellkern. Die Zelltheilung schreitet nun fort bis ein runder oder ovaler fein conturirter und durch eine scharfe Zone der umgebenden Zellen deutlich erkennbarer Complex vollständig vorgebildet ist. In diesem Stadium hat das Blatt kaum eine Grösse von 0,5 cm. Diesen Zellen fehlen die intercellularen Luftlücken, welche das umgebende Gewebe hat, gänzlich; sie liegen eng aneinander.

Anatomisch ist das Organ jetzt vollständig charakterisirt und die physiologischen Erscheinungen der Secretbildung beginnen.

Die central gelegenen Zellwände zeigen starke Quellbarkeit, wölben sich stark vor und weichen von einander. Gleichzeitig treten in der gequollenen Zellwand kleine Tropfen ätherischen Oeles auf, welches sich bald vermehrt. Die Zellen tragen dann eine Kappe, gerade so wie ich dies bei Ruta, Correa und Ptelea beobachtet habe. Die äussere Membran der nach dem schizogenen Raume gelegenen Zellen verschleimt immer mehr; die Kappe vermag die Menge des Secretes nicht mehr zu fassen. Es tritt eine Spannung der Membran ein; da die innere Zellwand selbst durch den Inhalt gespannt ist, so giebt die äussere

Wand der Membran, zumal da sie verschleimt ist, nach und das Oel gelangt in den schizogenen Raum. Die innere Zellwand vermag dem Drucke des Zellinhaltes nicht mehr zu widerstehen, sie wird gesprengt und die mit Cytoplasma, Zellkern und Chromatophoren versehenen Protoplasten der innersten Zellen liegen frei oder bilden die directe Hülle des Secrettropfens.

Das Secret tritt hier also wieder nur in der Zellmembran auf; im Innern der Zellen finden sich zu keiner Zeit Oeltröpfchen.

Die Weiterentwickelung schreitet genau wie bei den anderen Rutaceen centrifugal nach der Pheripherie hin fort. Durch den im Kanal herrschenden hydrostatischen Druck erleiden die, gegen den Kanal hin übrigens stets obliterirten Zellreihen der Randschicht eine tangentiale Dehnung und werden in radialer Richtung zusammengedrückt. Ausgekleidet wird der fertige Kanal durch zahlreiche zusammengedrückte Zellen und nackte Protoplasten.

Die Ansichten von Berthold und A. Meyer decken sich in der Hauptsache mit meinen Beobachtungen.

Die Anlage des Kanales ist schizogen, die Erweiterung erfolgt durch Auflösen, wobei Verschleimung der Zellmembran eintritt. Die Oelbildung findet in den Kappen der Zellmembran statt.

Des Auftretens eigenthümlich geformter Körnchen im Inhalt des Kanales, welches ich hier, sowie bei Ptelea u. and. beobachtete, möchte ich an dieser Stelle besonders Erwähnung thun.

In Fig. 37 habe ich die charakteristischen Formen besonders wiedergegeben. Die verschiedenen mikrochemischen Reagentien und Tinctionsmittel, welche ich darauf einwirken liess, gaben mir keinen Aufschluss über die Natur der Körnchen:

Durch Alkohol geriethen dieselben in eine ausserordentlich lebhafte Bewegung, lösten sich aber nicht auf.

Concentrirte Schwefelsäure wirkte ebenfalls nicht darauf ein; nachdem das umgebende Gewebe gelöst, blieben die Körnchen allein zurück.

Salzsäure und Salpetersäure erwiesen sich auch ohne Einwirkung.

Dagegen fand eine Zerstörung statt durch die Schultze'sche Macerationsflüssigkeit.

Essigsäure, Ueberosmiumsäure, Pikrinsäure und Chromsäure reagirten in keiner Weise darauf.

Durch $33^1/_3$ % Kalilauge erfolgte eine geringe Quellung und Abrundung.

Wässerige Jodlösung, Jod-Jodkalium, Chlorzinkjod, Kochsalz, phosphorsaures Natrium, Eau de Javelle, Chlorwasser, Aether, Chloroform u. s. w. zeigten ebenfalls keine Einwirkung. Durch Tinctionsmittel, wie Hanstein's Anilinviolett, Fuchsin, Methylviolett, Methylgrün, Nigrosin, Eosin, Hämatoxylin, Carminlösung, Picrocarmin und Alkannatinctur erhielt ich keine Färbungen. Ueber die Natur dieser Körnchen bin ich in Folge dessen vollständig im Unklaren. Ihrer Bedeutung nach gehören sie zu den resinogenen Substanzen.

Simarubaceae.

Brucea sumatrana.

Ueber die Familie der Simarubaceen finde ich in der Literatur eine Angabe über die Secretbehälter von Engler[1]), welcher sagt: „Niemals Oeldrüsen; bisweilen schizogene Oelgänge im Mark".

Das Material war in der gleichen Weise conserivrt wie Amyris, nämlich in Alkoholdampf aufbewahrt.

Auf dem Querschnitt sieht man am Rande des Markes, da wo die primären Gefässe liegen, einen Kranz von Secretbehältern. Der Zellcomplex, welcher der Desorganisation anheimfällt, ist deutlich zu erkennen, sowohl durch die feinere Contur, wie durch die Kleinheit der Zellen. Die jüngsten Stadien, welche ich aufgefunden, liessen eine deutliche schizogene Anlage erkennen. Wie aus der Zeichnung (Fig. 38) ersichtlich, fand die Ausscheidung des Secretes in der verschleimten Zellmembran statt. Der ganze schizogene Raum war mit einem hellen Schleim erfüllt. Durch Chloralhydrat trat ganz enorme Quellung, durch Alkohol nach dem Auswaschen mit Wasser eine bedeutende Contraction ein. Eine Verschleimung der Zwischenzellwandungen habe ich nicht gesehen; zumal da die Kanäle ausserordentlich klein waren. Das Secret, welches den Zellwandungen im Schleim vorgelagert

1) Syllabus der Vorlesungen 1892.

war, liess sich durch wiederholtes Zufliessenlassen von Alkohol entfernen; fügte ich dann Wasser zu, so trat augenblicklich wieder Quellung ein; anfangs war noch eine Vacuole zu sehen, wo sich das Secret zuvor befunden hatte, dann war auch diese nicht mehr zu erkennen.

Die Weiterentwickelung erfolgt dann lysigen, wahrscheinlich auch durch Verschleimung der Zwischenzellmembranen, wie ich dies in allen anderen Fällen stets gefunden habe. In einem Falle sah ich noch zwei zum grössten Theil schon in Auflösung begriffene Zellen (Fig. 39); die Zelle *m* war fast ganz verschwunden, sie war nur noch durch zwei sehr feine gewölbte Membranen, zwischen welchen sich kleine Körnchen befanden, als solche zu erkennen, während die Zelle *n* noch etwas deutlicher zu sehen war. Dabei war der übrige Raum des Kanales zum Theil mit Secret ausgefüllt.

Im secundären Holz, der Rinde und den unreifen Früchten habe ich Secretbehälter nicht finden können.

Die Angabe Engler's ist demnach dahin richtig zu stellen, dass hier nicht rein schizogene, sondern schizo-lysigene Räume vorliegen.

Es war mir nicht mehr möglich, das Phloroglucin hier nachzuweisen; da dieses leicht in Wasser löslich ist, so liegt die Möglichkeit nahe, dass dasselbe durch die Maceration mit Wasser in Lösung gegangen ist.

Leblois[1]) erwähnt bei Brucea ferruginea: „Les canaux sécréteurs du Brucea ferruginea présentent quelques particularités remarquables. Parmi les cellules de bordure il en est un certain nombre qui ont toutes leurs parois épaisses, même celle qui sert à limiter le canal. Mais alors cette membrane possède, çà et là, des parties plus minces que le reste; elle présente des ponctuations assez irrégulièrement réparties sur sa surface. Dans les autres assises cellulaires, plus extérieures relativement au canal, il existe aussi de semblables cellules ponctuées. Des cellules de la moelle acquièrent également cette constitution."

Leblois glaubt, der Kanal sei rein schizogen und hält die in Auflösung begriffenen Zellen für Eigenthümlichkeiten. Ich

1) l. c. p., pag. 298.

habe eine Auflösung der Zellen bei Brucea sumatrana sehr deutlich beobachten können.

Ailanthus moluccana.

Den entwickelungsgeschichtlichen Vorgang wiederzugeben war unmöglich, weil das Alkoholmaterial, welches mir zur Verfügung stand, schon zu weit entwickelt war, um die ersten Anlagen des Kanales aufzufinden. Obwohl ich an verschiedenen Stellen der Zweige ungefähr 300 Schnitte ausführte, fand ich die Zellen im Kanal bereits in weit vorgeschrittenem Zustande der Auflösung.

Auf dem Querschnitt sieht man einen Kreis von Secretgängen auf der Grenze zwischen Mark und Holz liegen. Die Anlage kann, Brucea entsprechend, wohl zweifellos als schizogen bezeichnet werden. Die Erweiterung erfolgt lysigen durch Verschleimen der Zwischenzellmembranen und Abstossung resp. Auflösung der Zellwände.

Die Begleitzellen führen grosse Mengen Stärkekörner, Drusen und Einzelkrystalle. Das Phloroglucin war nachzuweisen, aber in geringer Menge vorhanden.

Leblois[1]) fand bei Ailantus glandulosa schizogene Kanäle, ich kann deshalb für die Kanäle bei Ailantus moluccana sicher schizo-lysigene Secreträume annehmen.

Anacardiaceae.

Anacardium occidentale.

Das Vorkommen von Gummiharzgängen gehört zu den charakteristischen Merkmalen der Anacardiaceen. Auch beruht auf diesem und auf dem Vorkommen zahlreicher Gerbstoffschläuche in den Geweben der Reichthum dieser Familie an officinellen und Nutzpflanzen.

Alle Anacardiaceen sagt Engler[2]), besitzen im Leptom der Bündel gelegene, an den einjährigen Zweigen meist in einen

1) l. c. p., pág. 299.

2) Die natürlichen Pflanzenfamilien, 73. Lieferung, pag. 139.

Kreis geordnete Harzgänge von ovalem, in tangentialer Richtung gedehntem Querschnitt; in den allermeisten Fällen sind die schizogenen Gummiharzgänge, welche zunächst von einer Schicht dünnwandiger, secernirender Zellen und dann noch von langgestrecktem Parenchym umgeben sind, gegen den Druck der benachbarten Gewebe geschützt durch eine im Querschnitt halbmondförmige Schicht von dickwandigem Bast oder auch durch eine zusammenhängende, mantelförmige Bastschicht."

Nach den eingehenden Untersuchungen, welche ich mit Alkoholmaterial angestellt habe, muss ich der Ansicht, dass hier rein schizogene Gummiharzcanäle vorliegen, entgegentreten, wenigstens bei Anacardium occidentale ist dies nicht der Fall.

Wir haben es hier mit schizo-lysigenen Gummiharzcanälen zu thun.

Ich habe hier so prachtvolle Entwickelungsstadien gefunden, wie bei keiner anderen Pflanze. Besonders schön wird durch die beigefügten Abbildungen der Beweis der lysigenen Genese geleistet. Die Querschnitte sind durch einen jungen Zweig geführt. Der Kanal Fig. 41 ist schizogen angelegt. Das Lumen des Kanales ist ganz erfüllt von einem schön geschichteten Belege, welcher hier, wie es ganz deutlich zu erkennen ist, von der äusseren Zellmembran abgesondert wird. Die Verschleimung erfolgt hier nicht nur an der äusseren Wandung der Zellen, welche dem Kanal zugekehrt sind, sondern sie setzt sich fort bis tief in die Zwischenzellmembran hinein. In Fig. 42 sehen wir ein weiter vorgeschrittenes Stadium der Verschleimung, während in Fig. 41 die Zwischenzellwand eben erst anfing zu verschleimen, ist dies hier bereits bei vier Zwischenzellwänden geschehen. Die Zelle *m* in Fig. 42 ist bereits von drei Seiten angegriffen. Die Verschleimung schreitet nun weiter fort, bis alle Wandungen davon erfasst sind, wie dies in Fig. 43 ausgezeichnet zu sehen ist. Hier steht die Zelle *n* bereits mit den anderen Zellen nicht mehr in Verbindung, sie ist dadurch abgelöst, dass bei der darunterliegenden Zelle bereits die eine Seitenwand zu verschleimen beginnt und eine Absonderung von Secret an der dem Kanal zugekehrten Seite der Zelle stattfindet.

Das Secernirungsepithel wird gebildet aus sehr verschieden grossen Zellen; manchmal erreichen einzelne Zellen die vier- bis

fünffache Grösse der anderen; auch in ihrer Form weichen sie sehr von einander ab.

In dem Beleg wird das Secret abgelagert. Es sind deutliche dunkelbraun gefärbte Kappen zu erkennen, welche durch Alkohol ausgewaschen werden können, jedoch erfordert dies viel Zeit; ich habe fast einen halben Tag gebraucht, um die dunkelbraune Masse, welche den Zellen vorgelagert war, nur einigermassen zu entfernen.

Der Beleg quoll in Chloralhydrat wenig und nahm durch Jod-Schwefelsäure gelbe Farbe an, war also echter Schleim im Tschirch'schen Sinne.

Die Abbildung in Fig. 44 zeigt den fast fertigen Kanal, welcher noch deutliche Zellreste erkennen lässt.

Phloroglucin liess sich gut nachweisen.

Mehr oder weniger gut habe ich den Vorgang der lysigenen Genese (Verschleimung der Zwischenzellmembran) auch bei anderen Schnitten gesehen, doch nie so schön und klar wie hier.

Ich habe dann noch die reife Frucht untersucht. Die nierenförmigen Früchte enthalten in ihrer Mittelschicht in ansehnlichen Lücken ein an der Luft schwarz werdendes, brennend scharfes Oel, das Cardol.

Diese Lücken sind ebenfalls wohl schizolysigene Räume. Es standen mir keine jungen Früchte zur Verfügung, sondern nur reife. Es ragen in die bedeutenden Hohlräume noch eine Menge Zellen hinein, welche noch nicht aufgelöst sind, sich aber in einem Zustande der Desorganisation befinden, welche auch auf Verschleimung der Zwischenzellwände schliessen lässt. Der contrahirte Plasmaschlauch mit dem Zellkern war in den meisten Zellen noch deutlich wahrnehmbar. Ich habe einen Theil der Mittelwand zweier Secretbehälter mit den noch erhaltenen Zellen gezeichnet (Fig. 45).

Gynometreae.

Copaïfera Langsdorffii.

Das Material wurde mir von Herrn Professor Tschirch zugleich mit Zeichnungen übergeben; ich habe noch verschiedene Schnitte ausgeführt und zweifellos schizogene wie lysi-

gene Kanäle gefunden und gezeichnet. Tschirch hatte seine ersten Untersuchungen über Copaïfera an Herbarmaterial gemacht, später aber, da er nur weit vorgeschrittene Gänge gefunden, in Java seine Untersuchungen an frischem Material fortgesetzt. Er zeigte, dass die Gänge schizolysigene sind.

Auch Guignard[1]) fand, dass die erste Anlage der Copaïferagänge schizogen erfolgt.

Ich mache, da sich meine Beobachtungen mit denen Tschirch's decken, von dessen Notizen Gebrauch.

Der Holzkörper besteht aus grossen Gefässen, viel Libriform, schmalen Holzparenchymbändern und schmalen Markstrahlen. Auf dem Querschnitt sieht man im Holzparenchym zwei oder drei Zonen von Secretbehältern, welche dicht aneinander liegen, oft nur durch vier oder fünf Zellen von einander getrennt. Es lassen sich alle Stadien gut sehen. Eben erst angelegte schizogene Kanäle wechseln mit grossen lysigenen ab. Der schizogene Raum ist direct mit Secret erfüllt, in den benachbarten Zellen kommt kein Secret vor. „Alsdann lösen sich die secundären Verdickungsschichten der Membranen zunächst an den Stellen auf, wo diese Zellen aneinander grenzen, und es bleibt hier nur die Intercellularsubstanz als ein zartes Häutchen übrig, während die anderen Seiten noch verdickt sind. Endlich löst sich auch die Intercellularsubstanz auf und nun schreitet, während der Kanal sich immer mehr und mehr mit Secret erfüllt, der Auflösungsprocess in centrifugaler Richtung weiter vorwärts, erfasst zunächst das umgebende Holzparenchym, dann die Markstrahlen, endlich das Libriform und die Gefässe. Die Auflösung ist jedoch durchaus nicht eine streng centrifugal fortschreitende, nicht selten bleibt hier und da eine Zelle intact und ragt alsdann in den Kanal hinein, ja selbst ganze Zellgruppen fallen der Auflösung oft erst anheim, wenn ihre ganze Umgebung zerstört ist. Der Kanal erweitert sich nun immer mehr, bis er mit einem benachbarten über den Markstrahl hin sich vereinigt und so nun schon eine beträchtliche, mit blossem Auge wahrnehmbare, harzerfüllte Lücke bildet. Durch immer weiteres Umsichgreifen der Membranmetamorphose wird diese

1) L'appareil sécréteur des Copaïfera 1892.

Lücke immer weiter, breiter und länger und so werden denn mit der Zeit jene grossen Höhlen entstehen, in denen der Copaivabalsam sich in der Pflanze vorfindet.

Ausser diesen schizo-lysigenen Gängen, die dem ein- oder zweijährigen Zweige noch fehlen, aber schon in dreijährigen reichlich und der Lage des Holzparenchyms entsprechend, meist in Tangentialreihen angeordnet, angetroffen werden, finden sich noch ebenfalls schizo-lysigen entstehende Oelgänge im Mark, besonders an der Peripherie desselben. Dieselben treten schon frühzeitig auf und sind in einjährigen Zweigen fertig.

Auch in der primären Rinde ausserhalb des „gemischten Ringes" (aus Sklereïden und Stereïden an der Grenze der primären Rinde) findet sich ein Kreis von Oelbehältern. Da dieselben einen Kranz von Secernirungszellen besitzen, sind sie als schizogene Gänge zu betrachten. Sie sind für die Balsamgewinnung, ebenso wie die analogen Gänge vieler Coniferen, ohne Bedeutung, da die primäre Rinde später abgeworfen wird und nur ältere Stämme ausgebeutet werden."

Bezüglich des Nachweises des Phloroglucins konnte ich sehr gute Resultate erzielen. In den dem Kanale zunächst gelegenen Zellen war eine bedeutend schwächere Rothfärbung sichtbar wie im übrigen Gewebe.

Dipterocarpeen.

Dipterocarpus trinervis.

Genau in derselben Weise wie die Harzölgänge der Copaïferaarten entstehen die Gänge bei den den Gurjunbalsam liefernden Dipterocarpusarten. Hier finden sich die Kanäle im Holzparenchym der mittleren Holzpartieen des secundären Xylems, aber auch das primäre Holz betheiligt sich sehr an der Resinose. Bei jungen zweijährigen Zweigen sieht man an der Peripherie des Markes einen Kreis von Secretbehältern.

Sie entwickeln sich schizogen, wie dies aus den beigefügten Figuren zu ersehen ist. Herr Professor Tschirch hat in Indien die Beobachtungen an frischem Material gemacht und mir dasselbe zur Benutzung übergeben. Ich habe dann das Alkoholmaterial noch durchgesehen, fertige Kanäle gezeichnet

und auch noch schizogene Kanäle gefunden. Der Befund war folgender:

Die Zeichnungen Fig. 49—54 geben Querschnitte wieder, welche an der Gipfelknospe unter der Spitze gemacht wurden, und lassen eine schizogene Anlage ausser allem Zweifel. Man sieht einen Complex von Zellen, welche scheinbar für den Kanal vorgebildet sind; die einzelnen Zellen liegen eng aneinander ohne intercellulare Luftlücken, haben einen feinkörnigen protoplasmatischen Inhalt und Zellkern. Sobald dieselben ihre Entwickelung beendigt, weichen die central gelegenen Zellen von einander und der Kanal füllt sich mit Secret. Die Zellen werden meist centrifugal nach und nach aufgelöst, indem sie dabei sich bedeutend vorwölben, so dass das Lumen des Ganges in den jüngsten Stadien meist von unregelmässiger Form ist. Zumal die eine oder andere Zelle je nach Grösse und vorgeschrittener Entwickelung mehr oder weniger hervorragt. Die Begleitzellen führen grosse prachtvolle Krystalldrusen. Der Kanal selbst erlangt im fertigen Zustande bedeutende Grösse. Oft ragen noch einzelne ganz erhaltene Zellen in den Kanal, häufig nur noch eben mit der darunterliegenden Zellwand in Verbindung.

Dipterocarpus turbinatus.

Hier liegen die Verhältnisse genau so wie bei Dipterocarpus trinervis. Fig. 55 zeigt uns einen noch jungen Protoxylem-Kanal. Während Fig. 59 den Uebergang von den schizogenen in den lysigenen Zustand veranschaulicht. Hier sind die Zellkerne bereits abgestorben. In Fig. 56 ist der Kanal im Holze eines dünnen Zweiges wiedergegeben, ebenso in Fig. 57 u. 58, die im Holze eines dicken Astes gelegenen. Hier ragt noch eine Zelle sackartig in den Kanal und ist von der benachbarten Zellwand zum Theil losgelöst. Das Gewebe ist hier nicht besonders vorgebildet, es fallen durch Verschleimung der Zwischenzellmembranen verschiedene Elemente desselben der Desorganisation anheim. Dabei sind die jungen wie älteren Stämme (2,5 cm) dicht gefüllt mit Stärke.

Die Kanäle enthalten ein schwach gelbliches Secret, welches sich mit Hilfe von Alkohol leicht entfernen lässt. Dem Epithel

ist ein Beleg aufgelagert, welcher in Kalilauge bedeutend aufquillt („resinogene Schicht“ Tschirch's).

Vatica moluccana.

Mir stand vorzügliches Alkoholmaterial zur Verfügung, sowohl junge Früchte, wie Zweige und Blätter.

Die Anlage des Kanals ist schizogen. In Fig. 60 habe ich einen solchen wiedergegeben. Die Zellwandungen sind hier zwischen beiden Kanälen sehr hell und dünnwandig, so dass ich sofort den Eindruck gewann, dass in dieser Richtung die Auflösung des umgebenden Gewebes erfolgt. Der Querschnitt ist durch einen jungen Blüthenstiel gemacht und direct in Glycerin-Wasser gelegt. Durch die Aufbewahrung in Alkohol resp. Glycerin war der Plasmaschlauch sammt Zellkern von der Wand abgezogen, contrahirt. Die Epithelzellen des schizogenen Kanals waren mit einem Schleimbeleg versehen und mit Secret erfüllt. Die umgebenden Zellen vollgepfropft mit Stärke.

Die Secretbehälter finden sich am häufigsten im Mark, aber auch im Holz und in der Rinde[1]). Ich fand hier direct an den Kork angrenzend ringsherum Kanal an Kanal; meist besonders charakterisirt durch kleine, fein conturirte Zellen, gegenüber dem dickwandigen Gewebe der umgebenden Zellen, welche noch nicht in Mitleidenschaft gezogen waren. Der Kanal Fig. 61 ist im Holze eines jungen Zweiges gelegen. Der obere Gang ist ganz erfüllt mit Secret und in lysigener Erweiterung begriffen, während der untere Secretraum noch eine deutliche schizogene Anlage verräth. Die nach dem Kanal zu gelegenen Zellen sind stark gequollen und die Zellwandungen der Zellen zwischen diesen beiden Kanälen äusserst dünn, schon zum Theil in Auflösung begriffen. Bald wird eine Vereinigung beider Räume stattfinden. Ebenso war dies geschehen bei dem Kanale, welcher an den unten gelegenen grenzte, so dass hier im fertigen Zustande jedenfalls eine ganz bedeutende Lücke zu finden gewesen wäre.

Fig. 62 zeigt einen markständigen Kanal und giebt ein gutes Bild von der lysigenen Erweiterung; zumal die Zellen, welche in

---

1) Bécheraz giebt Gänge nur im Mark an (Inaugural-Dissertation, Bern).

den Kanal hineinragen, fast aussehen als ob sie auf einem Stiele sässen. Dabei hat eine Formveränderung der Zellwandung stattgefunden, indem diese in Folge der Verschleimung und unter Aufhebung des seitlichen Druckes der bereits gelösten Zelle eine vollständige Kugelgestalt angenommen hat. Auch hier ist der Plasmaschlauch zusammengezogen.

Interessant ist noch der Querschnitt Fig. 63 durch eine ganz junge Frucht, deren Blüthenblätter noch nicht abgefallen waren. Wir können hier ganz deutlich erkennen, welche Zellen aufgelöst werden. Der Plasmaschlauch ist ebenfalls contrahirt. Dieser Kanal ist deshalb charakteristisch, weil er uns einen Beweis über den Sitz der Secretbildung vor Augen führt. Die noch zum Theil erhaltenen Membranen der Zellen, welche ausserordentlich weit vorgewölbt sind und sich vielleicht etwas verschoben haben können, zeigen uns zwischen den beiden sehr feinen, aber noch deutlich sichtbaren Membranpartien der Kappe das Secret in feinen Tröpfchen oder Körnchen.

Bei mit Harz erfüllten Gängen zeigte sich auch hier wieder, nachdem das Secret durch Alkohol entfernt war, durch Zusatz von Chloralhydratlösung eine starke Quellung des in unregelmässiger Dicke aufgelagerten Beleges. Es war hier an manchen Stellen sogar deutliche Schichtung desselben zu erkennen.

Die Versuche durch Jod-Schwefelsäure Färbung des Beleges zu erzielen, gelang ohne Schwierigkeit, indem alsbald dunkelgelbe Färbung eintrat, während die Cellulosemembran des Secernirungsepithels blaue Farbe annahm. Säuren, wie Schwefelsäure und Salzsäure, blieben ohne Einwirkung auf diesen Beleg.

Vatica bancana.

Die Secreträume dieser Pflanze zeigen im Grossen und Ganzen dasselbe Bild wie die von Vatica moluccana; schizo-lysigene Entwickelung und Schleimbeleg der Secernirungszellen.

Dryobalanops Camphora.

Diese Pflanze liefert den Borneocampher. Das Material war in der gleichen Weise conservirt wie Brucea und Amyris, nämlich in Alkoholdampf aufbewahrt.

Die Secretbehälter sind schizogen angelegt, sie finden sich sowohl in den Rindenbündeln, als auch innerhalb des Gefässbündelringes. Oft auch ist fast das ganze Mark desorganisirt und mit Secret erfüllt. Ich habe Stadien gefunden, wo die grossen Zellen des Markes einen mehr oder weniger grossen schizogenen Raum, welcher mit braunem Secret erfüllt war, zeigten (Fig. 64), dann aber auch solche, wo die Markzellen fast vollständig aufgelöst waren (Fig. 65).

Die Kanäle werden schizogen angelegt und gehen allmählich in lysigene Erweiterung über. In ganz jungen Zweigen waren schon gewaltige Gänge zu sehen. Die Epithelzellen sind in Bezug auf ihre Gestalt und Grösse meist ganz verschieden. Oft ist die eine Zelle drei- bis viermal grösser, wie die benachbarte. Sie sind theils tangential zum Kanal zusammengedrückt, theils radial, aber auch wulstig hervorragend. Wie bei allen Oel- und Harzkanälen tritt hier auch zunächst eine Verschleimung der Zellwandungen ein, sobald das Auseinanderweichen der central gelegenen Zellen erfolgt, und gleichzeitig findet die Abscheidung des Secretes statt. — Hier waren durch die Aufbewahrung in Alkohol die sämmtlichen Zellen des Kanales mit einer gelbbraunen hyalinen Masse erfüllt, welche sich durch Alkoholäther alsbald entfernen liess. Ich habe die Schnitte direct in Glycerinwasser gelegt und so gezeichnet, ohne vorher auszuwaschen.

In dem Kanale selbst befand sich noch Secret und auf der Epithelzellwand ein gelblicher Beleg, welcher mit Wasser und Chloralhydrat, nachdem das Secret durch Alkohol entfernt war, starke Quellung zeigte. Dieser Beleg war nicht überall gleichmässig dick aufgelagert.

Der Kanal erweitert sich dann lysigen, wie dies in der beigefügten Zeichnung zu sehen ist, durch Verschleimung und Zugrundegehen der Zellwandungen. Dieser Auflösungsprocess setzt an verschiedenen Stellen ein, so dass manche Partien von Zellen noch weit in den Kanal vorspringen, während andere Zellen längst zu Grunde gegangen sind.

Doona javanica und Doona odorata.

Da ich bei beiden dieselben Verhältnisse angetroffen, so will ich hier des Näheren auf die Entwickelungsgeschichte von Doona odorata eingehen.

Zur Untersuchung gelangte Alkoholmaterial; als Einbettungsflüssigkeit diente wieder Glycerinwasser.

Die Zellen sind gefüllt mit Stärkekörnern, auf dem Querschnitt sah ich Secretbehälter nur im Mark. Die primäre Rinde enthielt fast in jeder Zelle Krystalldrusen. Auch im Mark fanden sich diese vor, hier jedoch auch wohlausgebildete Krystalle.

Die Anlage des Secretraumes ist schizogen; man sieht zerstreut im Mark mehrere Gänge, welche schon dadurch auffallen, dass sie aus meist zwei Reihen kleiner Zellen bestehen, welche von den grösseren Markzellen umschlossen werden. Die Secernirungszellen sind jedoch auch nicht von gleicher Grösse, sondern oft doppelt so gross, wie die nebenan befindliche Zelle.

Der schizogene Raum ist wieder ganz mit Schleim erfüllt; eine Zelle trug eine deutliche Kappe, welche bereits Harz enthielt. Dieses konnte durch Auswaschen mit Alkohol entfernt werden (Fig. 68).

Die Erweiterung erfolgt lysigen. Hier konnte ich wieder deutlich die Verschleimung der Zwischenzellmembranen beobachten (Fig. 70). Dieser Kanal zeigt, wie sich die Zellen in voller Auflösung befinden. Zellreste, Kappenbildung, Körnchen zwischen der kaum noch sichtbaren Zellwandung und einen Beleg, welcher den noch erhaltenen Zellen vorgelagert ist. Dieser Beleg zeigt schwache Quellung auf Zusatz von Chloralhydrat und wird durch Jod-Schwefelsäure gelb gefärbt.

Isoptera borneensis.

Das Alkoholmaterial war schon so weit in der Entwickelung vorgeschritten, dass ich nur noch lysigene Gänge auffinden konnte. Die Begleitzellen sind auch hier dicht gefüllt mit Stärkekörnern.

Auf dem Querschnitt, den ich durch einen fingerdicken Zweig geführt hatte, konnte ich in der secundären Rinde und im Holz keine Secreträume entdecken, dieselben waren markständig, d. h. sie lagen da, wo die primären Gefässbündel sich befanden; benachbart lagen im Mark einige grosse schön geschichtete Sklereïden.

Jedenfalls ist auch hier die Bildung als schizogen anzunehmen. Fig. 71 zeigt den Kanal in lysigener Erweiterung begriffen. Die

Zellen, welche aufgelöst werden, sind verhältnissmässig klein, aber sonst regelmässig gebaut. Auch hier ist das Secernirungsepithel wieder mit einem quellbaren Beleg ausgekleidet.

Der Nachweis des Phloroglucins gelang, die Reaction war aber ganz schwach.

Hamamelidaceae.

Liquidambar altingiana.

Ich habe bei Liquidambar altingiana eine andere Vorstellung von dem Sitze der Bildung des Secretes gewonnen, wie Unger[1]) bei Liquidambar styraciflua. Das Secret hat seinen Ursprung nicht in verschiedenartigen Geweben, in dem Sinne Unger's, sondern wird in eigenen Organen gebildet. Ich habe nur junges Alkoholmaterial verarbeitet; Zweige von der Dicke eines Fingers. Die Secretbehälter lagen vereinzelt in der secundären Rinde und waren hier schizogen; dann im Holzkörper sehr zahlreich, Kanal an Kanal in fast ununterbrochener Reihenfolge. Dann aber auch im Mark, hier nur randständig. Fig. 72 zeigt einen solchen Secretraum in sehr jugendlichem Zustande, noch schizogen mit Gummiharz erfüllt, das Secret in Kappen den Zellen vorgelagert. Durch Chloralhydrat trat geringe Quellung des Schleimes ein, nachdem der Balsam durch Alkohol beseitigt war.

Der Kanal (Fig. 74) liegt ebenfalls im Mark und ist in lysigener Auflösung begriffen. Es sind hier noch deutlich Zellfetzen zu sehen, ferner ist das Epithel mit einem Gummischleimbeleg versehen.

Im Holzkörper finden sich meist zwei Zonen von Secretbehältern; es reiht sich Kanal an Kanal; das umgebende Gewebe ist fast nur aus Tracheïden zusammengesetzt. Die Kanäle liegen so nah aneinander, dass sie oft nur durch drei Zellen getrennt sind. Im Kanal Fig. 73 tritt bereits viel Secret in dem deutlich geschichteten Beleg auf. Eine eigenthümliche Erscheinung bot die Zelle *f*; hier ist die Ecke zwischen Zelle *f* und *g* mit einem dicht körnigen, dunklen Secret erfüllt, die Ecke zwischen Zelle *f*

1) Flückiger, Pharmacognosie, p. 115.

und *o* auch durch körniges Secret, dann ist noch der Beleg der Zelle *o* sehr weit vorgewölbt, so dass das in der Ecke befindliche Secret an die Zelle *f* angedrückt wird. Dadurch wird der Beleg der Zelle *f* in Form einer Blase vorgestülpt.

Der Kanal Fig. 74, im Mark gelegen, ist in weit vorgeschrittenem Zustande der lysigenen Erweiterung; er lässt noch deutliche Zellreste erkennen.

Phloroglucin war leicht und gut nachzuweisen.

Zusammenfassung der Resultate.

Die wesentlichsten Resultate der vorstehenden Arbeit lassen sich folgendermassen kurz zusammenfassen[1]):

1. Die Oelräume gehen bei den Pflanzen der Rutaceengruppe aus einer besonders charakterisirten Mutterzelle (Idioblast) hervor, welche für den Kanal durch Zelltheilung ein besonderes Gewebe vorbildet, welches später der Auflösung oder Obliteration anheimfällt. Nur diese sich deutlich durch Zellinhalt und feinere Contur kennzeichnenden Zellen werden aufgelöst.

2. Nachdem das Gewebe für den Kanal fertig gebildet ist, weichen die central gelegenen Zellen von einander, es entsteht ein schizogener Raum.

3. Die Zellwandungen, welche dem Kanal zugekehrt sind, tragen den Charakter von Schleimmembranen.

4. Der Sitz der Secretbildung liegt in der Zellmembran: in den dem Intercellularraum zugekehrten Wandpartien sammelt sich allmählich eine mehr oder weniger grosse Menge des Secretes an, so dass diese Membranpartien weit vorgestülpt werden, also eine Kappe entsteht.

5. Die Weiterentwickelung schreitet bei den Oelbehältern, welche der Rutaceengruppe angehören, in der Weise weiter fort, dass sich das Oel in der Zellkappe immermehr ansammelt, während die äussere Schicht der Zellmembran, zumal da sie, wie ich

---

1) Vergl. auch hierzu die Mittheilungen von Tschirch in Pringsheim's Jahrbüchern f. wissensch. Botanik, 1893, Bd. XXV, Heft 3 und Secrete und Secretbildung, Vortrag gehalten auf der Naturforscherversammlung in Wien 1894.

beobachten konnte, immer als Schleimmembran angelegt ist, dem Drucke, welchen das Secret ausübt, nicht Widerstand zu leisten vermag. Sie platzt, das Oel tritt in den Kanal. Nun vermag auch die übriggebliebene innere Zellwand dem Drucke des Zellinhaltes nicht mehr zu widerstehen, sie zerreisst auch. Man findet dann nackte Protoplasten. Hierbei geht gleichzeitig ein Verschleimen der Zwischenzellmembranen der Seitenwände der Zellen vor sich.

6. Die lysigene Erweiterung erfolgt bei den Gummiharzkanälen (Anacardiaceen u. s. w.) nur durch Verschleimung der Zwischenzellwandungen und darauf folgende Abstossung.

7. Die Secretbehälter der ganzen Rutaceengruppe sind schizolysigen.

8. Ebenso die der Simarubaceen, Anacardiaceen, Gynometraceen, Dipterocarpeen und Hamamelidaceen.

9. Es giebt wahrscheinlich überhaupt keine rein lysigenen Secretbehälter, ausgenommen bei pathologischen Erscheinungen (Benzoë).

Vorstehende Arbeit wurde im Winter-Semester 92/93 und Sommer-Semester 1893 im pharmazeutischen Institut der Universität Bern ausgeführt.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI—IX.

Fig. 1—6. Entwickelung der Oelbehälter im Blatte von **Ruta graveolens** (frisches Material, Querschnitte).

Fig. 1. Erste Stadien der Entwickelung der Oelbehälter.
a Mutterzelle;
b Zweitheilung derselben.

Fig. 2. Dreitheilung der Mutterzelle.

Fig. 3. Bildung des schizogenen Raumes nach Vorhandensein von vielen aus der Mutterzelle entstandenen Tochterzellen.

Fig. 4. Weiter entwickeltes Stadium wie Fig. 3. Auftreten der Oelkappen.

Fig. 5. Kanal in lysigener Erweiterung.

Fig. 6. Fast fertiger Kanal mit nackten Protoplasten und Zellfetzen.

Fig. 7 u. 8. Aus Ruta graveolens; wahrscheinlich pathologische Erscheinungen. Grosse Intercellularräume mit bedeutendem Schleimbeleg ausgekleidet.

Fig. 9—14. Entwickelung der Oelbehälter im Blatte von Dictamnus albus (frisches Material; Querschnitte).

Fig. 9. Frühes Stadium der Entwickelung (Dreitheilung).

Fig. 10. Schizogener Kanal mit einer Oelkappe.

Fig. 11. Schizogener Kanal mit einer besonders schön ausgebildeten Oelkappe bei Zelle *n*.

Fig. 12. Die Zelle *n* des Kanales Fig. 11 nach dem Auswaschen mit Alkohol αVacuole, welche mit Oel erfüllt gewesen ist.

Fig. 13. Lysigene Erweiterung, nackte Protoplasten, Zellreste, Oelkappe und noch ganz erhaltene Zellen mit abgestorbenem Zellkern.

Fig. 14. Fertiger Kanal mit nackten Protoplasten.

Fig. 15—19. Entwickelung der Oelbehälter im Blatte von Correa alba (frisches Material; Querschnitte).

Fig. 15. Bildung des schizogenen Hohlraumes; eine Zelle mit Oelkappe versehen.

Fig. 16. Das Auseinanderweichen der Zellen erfolgt hier an drei Stellen im Kanal.

Fig. 17. Zellen in Auflösung begriffen; eine noch ganz erhaltene Zelle im Kanal und nackte Protoplasten.

Fig. 18. Kanal in lysigener Auflösung, nackte Protoplasten; eine Zelle von der darunter liegenden Zelle zum Theil abgelöst.

Fig. 19. Ebenfalls in Erweiterung begriffener Kanal; Oel mit Alkohol ausgewaschen, die Vacuole zeigt oben und unten Körnchen im Beleg.

Fig. 20—23. Entwickelung der Secretbehälter bei Amyris balsamifera (Alkoholmaterial).

Fig. 20. Querschnitt durch einen jungen Zweig; schizogen; Kappenbildung; Secret im Kanal.

Fig. 21. Querschnitt durch denselben Zweig, derselbe zeigt Verschleimung der Zwischenzellwandungen.

Fig. 22. Querschnitt durch einen etwas dickeren Zweig, der Kanal in lysigener Auflösung; Schleim; Zellfetzen.

Fig. 23. Fast fertiger Kanal mit Zellfetzen und Beleg.

Fig. 24 u. 25. Entwickelung der Secreträume im Holze von Icica bengalensis (Alkoholmaterial).

Fig. 24. Querschnitt durch einen ganz jungen Zweig; schizogen; Verschleimung der Zwischenzellwände.

Fig. 25. Kanal in voller Auflösung; mit Schleimbeleg (Querschnitt durch einen fingerdicken Zweig).

Fig. 26—29. Entwickelung der Oelbehälter in den Blättern von Ptelea trifoliata (frisches Material; Querschnitte).

Fig. 26. Bildung des schizogenen Raumes.
Fig. 27. Weiter vorgeschrittenes Stadium; drei Zellen mit Oelkappen.
Fig. 28. Obige drei Zellen.
Fig. 29. In voller Auflösung befindlicher Kanal; zwei nackte Protoplasten; Zellfetzen.

Fig. 30—37. Entwickelung der Secretbehälter in den Blättern von Citrus Aurantium (frisches Material).

Fig. 30. Querschnitt durch ein kaum 5 mm langes Blatt; reines Meristemgewebe.
Fig. 31. Ganz junges Stadium, der schizogene Raum ist noch sehr klein.
Fig. 32. Ebenfalls; feine Conturirung des der Auflösung anheimfallenden Gewebes.
Fig. 33. Schizogener Kanal, vorgewölbte Zellen, Schleim und Oel im Kanal.
Fig. 34. Dasselbe, aber Kappenbildung bei zwei Zellen.
Fig. 35. In Auflösung begriffener Kanal, Hesperidinkrystalle.
Fig. 36. Fast fertiger Kanal mit Zellfetzen.
Fig. 37. Körnchen mit Kanal.

Fig. 38 u. 39. Secretbehälter von Brucea sumatrana (Alkoholmaterial).

Fig. 38. Querschnitt durch einen jungen Zweig; schizogener Secretraum an der Peripherie des Markes gelegen; Schleim und Kappenbildung.
Fig. 39. Kanal in lysigener Erweiterung; Schleimbeleg.

Fig. 40. Secretbehälter in Ailanthus moluccana am Rande des Markes; in lysigener Erweiterung (Querschnitt eines jungen Zweiges, Alkoholmaterial).

Fig. 41—45. Entwickelung der Secretbehälter bei Anacardium occidentale (Alkoholmaterial).

Fig. 41. Querschnitt durch einen jungen Zweig; schizogener Kanal; Beginn der Verschleimung der Zwischenzellwandungen; Kappenbildung.
Fig. 42. Querschnitt durch denselben Zweig; die Auslösung schreitet weiter fort; drei Zellwände stark verschleimt.
Fig. 43. Aus demselben Präparat. Die Zellwandungen der Zelle *n* sind sämmtlich verschleimt; die Zelle ist abgestossen.
Fig. 44. Fast fertiger Kanal; Schleimbeleg; Zellfetzen.
Fig. 45. Scheidewand zweier Secretbehälter in der Frucht auf dem Querschnitt; Zellen in Auflösung begriffen.

Fig. 46—48. Querschnitte durch junge Zweige von Copaïfera Langsdorfii (frisches Material).

Fig. 46. Schizogener Kanal im Holzkörper.
Fig. 47. Schizogener Kanal im Mark.
Fig. 48. Lysigener Kanal.

Fig. 49—54. Querschnitte an der Gipfelknospe unter der Spitze bei Dipterocarpus trinervis (frisches Material).

Fig. 49. Vorgebildetes Gewebe.
Fig. 50—53. Schizogene Kanäle.
Fig. 54. In Auflösung begriffener Kanal.

Fig. 55—59. Querschnitte durch Dipterocarpus turbinatus.

Fig. 55. Junger schizogener Protoxylemkanal.
Fig. 56. Kanal im Holze eines fingerdicken Astes.
Fig. 57. Schizogener Kanal im Holze eines jungen Zweiges.
Fig. 58. Ebenfalls.
Fig. 59. 3 cm dicker Ast; die schizogenen Kanäle gehen in lysigene über.

Fig. 60—63. Querschnitte von Vatica moluccana (Alkoholmaterial).

Fig. 60. Schizogener Gang im Holztheil eines Blüthenstieles.
Fig. 61. Lysigener Gang im Holze eines jungen Zweiges.
Fig. 62. Lysigener Gang im jungen Zweige.
Fig. 63. Querschnitt durch eine junge Frucht; Sitz der Secretbildung deutlich sichtbar.

Fig. 64—67. Querschnitte durch junge Zweige von Dryobalanops Camphora (Alkoholmaterial).

Fig. 64. Schizogener Gang im Mark.
Fig. 65. Das Mark ist resorbirt.
Fig. 66. Zwei schizogene Gänge im Holze; Schleimbeleg.
Fig. 67. Lysigener Gang im Holz.

Fig. 68—70. Querschnitte durch junge Zweige von Doona odorata (Alkoholmaterial).

Fig. 68. Schizogener Gang im Mark; Beleg; Secretkappe.
Fig. 69. Lysigene Erweiterung, Zellfetzen.
Fig. 70. Lysigene Erweiterung; Verschleimung der Zwischenzellwände; Körnchen.

Fig. 71. Querschnitt durch einen jungen Zweig von Isoptera borneensis (Alkoholmaterial); lysigener Gang an der Grenze des Markes gelegen.

Fig. 72—74. Querschnitte durch jüngere und ältere Zweige von Liquidambar altingiana.

Fig. 72. Schizogener Gang am Rande des Markes; Schleim; zwei Kappen.
Fig. 73. Lysigener Gang im Holzkörper.
Fig. 74. Lysigener Gang mit Schleimbeleg im Mark.

Untersuchungen über Geotropismus.

Von

Friedrich Czapek.

Mit Tafel X.

Die vorliegenden Studien mögen als Versuch aufgefasst werden, die Lehre vom Geotropismus in mehreren Capiteln zu ergänzen, im Sinne unserer heutigen, besonders von Pfeffer[1]) angebahnten Anschauungen über die Reizbarkeit der Pflanzen. Wenn in mancher Hinsicht ein allgemeiner Zug in der Methodik dieser Arbeit vermisst werden sollte, so möchte ich an die eigenartigen Schwierigkeiten erinnern, die uns in unserem Forschungsgebiete entgegentreten und stellenweise noch nicht überwindlich sind. Es fehlt uns vor Allem ein experimentelles Mittel, den geotropischen Reiz an einem bestimmten Organ in beliebiger Stärke und in beliebiger Art einwirken zu lassen; wir sind da auf die Aushilfe mit Centrifugalwirkung angewiesen. Eine localisirte Schwerkraftwirkung an einer bestimmten Stelle eines Pflanzenorgans zu erzeugen, ist uns direct ebenfalls noch nicht möglich, und wir müssen bestrebt sein, hier unser Ziel auf Umwegen zu erreichen.

Besonderes Augenmerk war auf das Verhältniss der geotropischen Vorgänge zur Eigenrichtung der Pflanzentheile zu richten; eine allgemeinere Beachtung dieser Verhältnisse ist heute noch vielfach zu vermissen. Meine Untersuchungen beziehen sich nur auf den Geotropismus radiär gebauter Organe. Die noch sehr unvollkommen studirten und gewiss

---

1) Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen. Sonderabdruck aus den Verhandl. d. Gesell. deutsch. Naturforsch. u. Aerzte, 1893.

viele nicht bekannte Thatsachen enthaltenden geotropischen Reizvorgänge an dorsiventralen Pflanzentheilen blieben einstweilen vollständig unberücksichtigt.

Der Arbeit liegen mannigfache Anregungen und Winke zu Grunde, welche der Verfasser während eines länger dauernden Aufenthaltes in Leipzig im botanischen Institute daselbst durch Herrn Geh. Hofrath Prof. Dr. W. Pfeffer empfing. Ich ergreife freudig diesen Anlass, um meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Prof. Dr. Pfeffer, für seine stete Unterstützung, sowohl durch seine Rathschläge als auch durch die Gewährung der vielfach nothwendigen Inanspruchnahme des reichen Institutsapparates, meinen tiefgefühltesten Dank auszusprechen.

Erster Abschnitt. Ueber geotropische Sensibilität.

I. Die geotropische Empfindlichkeit der Wurzelspitze.

Obwohl die grundlegenden Versuche über dieses Thema schon anfangs der 70er Jahre durch Ciesielski[1]) [und auch von Sachs[2])] ausgeführt worden waren, so gewann die Sache erst durch Ch. Darwin[3]) actuelle Bedeutung, welcher Forscher bekanntlich zuerst die Tragweite der Experimente erkannte, und sehr scharfsinnig seine Idee auf das gesammte Gebiet der Reizphysiologie auszudehnen wusste. Ciesielski hatte bereits gesehen, dass sich Wurzeln, denen man die Spitze abgeschnitten hatte, nicht mehr geotropisch zu krümmen vermögen. Der Gedanke, dass die Spitze der einzig reizempfindliche Theil der Wurzel sei, wurde aber zuerst von Darwin geäussert. Die nähere Begründung dieses Satzes seitens des berühmten Autors, sowie die Deduction der Lehre, dass der Reiz in das reizunempfindliche Gewebe der Wachsthumszone fortgeleitet werde, woselbst der Krümmungsvorgang ausgeführt wird, will ich hier nicht

1) Ciesielski, Cohn's Beiträge zur Biologie, 1872, Bd. 1, Heft 2.

2) Sachs, Das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. bot. Inst. z. Würzburg, I. Bd., p. 432, 1874.

3) Ch. & Fr. Darwin, The power of movement in plants, 1880.

ausführlich auseinandersetzen, sondern es soll erst bei der Kritik der Darwin'schen Versuche näher darauf eingegangen werden. Es ist bekannt, dass die Darwin'sche Lehre von ziemlich zahlreichen Forschern der neuesten Zeit behandelt worden ist, und dass sie theils Anerkennung, theils völlige Verwerfung erfahren hat. Ich nenne hier nur die Arbeiten von Detlefsen[1]), Wiesner[2]), Brunchorst[3]), Firtsch[4]), Krabbe[5]), Kirchner[6]), Fr. Darwin[7]) u. a. m., ohne auf deren grösstentheils kritischen Inhalt weiter einzugehen. Eine sehr vollständige Uebersicht dieser Literatur findet man bei Wiesner. Das wesentliche Ergebniss dieses Meinungsaustausches war nun, dass die von Darwin zum Beweise seiner Theorie verwendete Methode, die Wurzelspitze abzuschneiden, für sich allein nicht hinreichend sei, um seine Ansicht aufrecht zu erhalten. In neuester Zeit haben wir noch namentlich durch Rothert[8]) sehr lehrreiche und wichtige Thatsachen kennen gelernt, die den Werth der Decapitirungsmethode noch viel mehr herabsetzen. Darauf komme ich nach Anführung der eigenen Versuche noch ausführlich zu sprechen.

Als ich darauf ausging, mittels einer neuen, noch nicht experimentell geprüften Methode die Frage nach der Spitzenempfindlichkeit zu entscheiden, musste ich nothwendig zum Vergleiche und zur kritischen Würdigung der Darwin'schen Resultate auf die Decapitirungsmethode Rücksicht nehmen.

---

1) Detlefsen, Ueber die von Darwin behauptete Gehirnfunction der Wurzeln. Arbeiten d. botan. Inst. zu Würzburg, Bd. 2, p. 629.

2) Wiesner, Untersuchungen über die Wachsthumsbewegungen der Wurzeln. Sitzber. d. k. Akad. d. Wissenschaften, 89. Bd. (1884), p. 223.

3) Brunchorst, Geotropismus. Ber. d. deutsch. botan. Ges., Bd. II, 1884, p. 78.

4) Firtsch, Zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegung. Ber. d. botan. Ges., 1884, p. 248.

5) Krabbe, Zur Frage nach der Function der Wurzelspitze. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1883, Bd. 1, p. 226.

6) Kirchner, Empfindlichkeit der Wurzelspitze für die Schwerkraft, Stuttgart 1882.

7) Fr. Darwin, On the Connection between Geotropism and Growth. Linnean Society's Journal. Botany, vol. XIX, 1882, 6th April.

8) Rothert, Ueber die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes. Berichte d. deutsch. botan. Ges., X. Bd. (1892), p. 374.

A. Decapitirungsversuche.

Die Darwin'sche Angabe, dass Keimwurzeln, deren Spitzentheil durch Abschneiden entfernt wurde, ihre geotropische Krümmungsfähigkeit verloren haben, ist Seitens mehrerer Forscher, welche dies nachuntersuchten, in Abrede gestellt worden. Von vielen anderen Seiten hingegen ist bestätigt worden, dass decapitirte Wurzeln, frei horizontal aufgestellt, sich nicht geotropisch krümmen, sondern horizontal weiter wachsen. Ueber das Längenwachsthum derartig operirter Wurzeln hat Ch. Darwin selbst keine weiteren Untersuchungen angestellt. Später publicirte Angaben Seitens anderer Forscher auf diesem Gebiete lauten widersprechend; die Einen kamen zu dem Ergebniss, dass das Längenwachsthum geköpfter Wurzeln sich von jenem normaler Organe nicht wesentlich unterscheide; von anderer Seite wird decapitirten Wurzeln ein schwächeres Längenwachsthum als das normale zugeschrieben.

Es scheint auch in der Mehrzahl der diesbezüglichen Untersuchungen nicht beachtet worden zu sein, dass man bei einem Vergleiche des Längenwachsthums decapitirter und normaler Wurzeln immer nur einander genau entsprechende Querschnittszonen in Betracht ziehen darf, und dass eine vergleichende Messung des Totalzuwachses normaler und decapitirter Wurzeln für sich allein keine hinreichende Aufklärung über die Wachsthumsverhältnisse giebt. Man ersieht aus dem Betrage des Totalzuwachses nicht, ob nur die der Operationsstelle zunächst gelegenen Partien, oder ob auch die übrigen Theile der wachsenden Region von einer Herabsetzung des Längenwachsthums betroffen sind. Meine Versuche führten im Einklange mit den von Wiesner[1]) und Molisch[2]) erzielten Ergebnissen zu dem Resultate, dass decapitirte Wurzeln, im feuchten Raume kultivirt, weniger Längenwachsthum zeigen als normale Controlexemplare. Die Wachsthumshemmung ist nicht nur auf die der Amputationsstelle benachbarte Region beschränkt, sondern betrifft die gesammte Zone des stärksten Längenzuwachses. Die Resultate sind

---

1) Wiesner, l. c.

2) Molisch, Längenwachsthum geköpfter und unverletzter Wurzeln. Berichte d. deutsch. botan. Ges., 1883, p. 362.

aus den weiter unten angeführten Versuchsprotocollen ersichtlich. Wenn andere Autoren, so Fr. Darwin[1]), Kirchner[2]) u. a., keine Wachsthumsretardation constatiren konnten, so ist dies vermuthlich auf den Umstand zu beziehen, dass dieselben weniger von der Wurzelspitze entfernt hatten. Meine Versuche führten ferner zu der Thatsache, dass Entfernung der Wurzelspitze in der Länge von mindestens 1,5 mm meistens die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzel aufhebt. Das Längenwachsthum der decapitirten Keimwurzeln ist hierbei nicht normal, sondern bedeutend geringer. Jedoch würde es noch ausreichen, eine geotropische Krümmung zuzulassen. Die Wurzeln waren im dunkeln, feuchten Raum kultivirt worden. Die Temperatur wurde, sowie das Alter der untersuchten Wurzeln, variirt, jedoch ohne wesentlichen Einfluss auf das Resultat befunden.

Versuch 1. 14 Lupinenwurzeln von 3 cm Länge. Von der Spitze 1 mm abgetragen (vom Vegetationspunkt an gerechnet). Temperatur + 20,2° C., fällt im Verlaufe des Versuches auf + 18° C. Horizontalstellung im feuchten Raum. Messung nach 23 Stunden.

Totalzuwachs	Winkel der geotrop. Krümmung	Anmerkung
12 mm	50°	
7 mm	20°	
7 mm		schwache traumatrop. Krümmung seitlich
10 mm	50°	
11 mm	20°	
12 mm	gerade	
9 mm	34°	
3 mm	40°	
3 mm		traumatrop. aufwärts gekrümmt
7 mm		dito schwach
9 mm	75°	
13 mm	gerade	
9 mm	gerade	
10 mm		traumatrop. seitwärts gekrümmt

Zwei Controlwurzeln haben 15 mm und 19 mm Totalzuwachs.

1) Fr. Darwin, l. c.

2) Kirchner, l. c. und Berichte d. deutsch. botan. Ges., Bd. I (1883), p. 540.

Versuch 2. 18 Lupinenwurzeln von 3 cm Länge. Abgetragen 1,5 mm der Wurzelspitze. Temperatur 18° C. Horizontalstellung im feuchten Raum. Messung nach 24 Stunden.

Total-zuwachs	Erreichte Länge der letzten Marke	Winkel der geotrop. Krümmung	Anmerkung
11,5 mm	4 mm	gerade	
14 mm	3,5 mm		schwach traumatrop. aufwärts
13,5 mm		30°	
11 mm	4 mm		traumatrop. seitlich
11 mm		30°	
13 mm	4,5 mm		traumatrop. aufwärts
8 mm	3 mm	gerade	
8 mm	3 mm	gerade	
12 mm	3 mm	30°	
9 mm	3 mm	gerade	
13 mm	4 mm	30°	
9 mm	4 mm	gerade	
13 mm	3 mm	gerade	
12 mm	3 mm		traumatrop. abwärts
13 mm	4 mm	gerade	
13 mm	3,5 mm	gerade	
12 mm	3 mm	gerade	
12 mm	3 mm	gerade	

Zwei Controlexemplare: Totalzuwachs = 13 mm, 15 mm. Länge der zweiten Marke: 3 mm, 4 mm.

Versuch 3. 20 Lupinenwurzeln von 4 cm Länge. Länge des abgetragenen Spitzentheils 1,5 mm. Temperatur + 18° C. Horizontalstellung im feuchten Raum. Messung nach 24 Stunden.

Total-zuwachs	Länge der letzten Marke	Krümmung	Total-zuwachs	Länge der letzten Marke	Krümmung
4 mm	2 mm	gerade	3 mm	2 mm	gerade
4 mm	2 mm	gerade	3 mm	2 mm	gerade
4 mm	2 mm	gerade	2 mm	1,5 mm	traumatrop. abwärts
2 mm	1,5 mm	gerade	3 mm	2 mm	gerade
9 mm	3 mm	gerade	2 mm	1,5 mm	gerade
2 mm	1,5 mm	gerade	3 mm	2 mm	traumatrop. aufwärts

Total-zuwachs	Länge der letzten Marke	Krümmung	Total-zuwachs	Länge der letzten Marke	Krümmung
6 mm	3 mm	gerade	2 mm	1,5 mm	gerade
3 mm	2 mm	gerade	3 mm	2 mm	gerade
2,5 mm	2 mm	gerade	3 mm	2 mm	gerade
2 mm	1,5 mm	traumatrop. aufwärts	3 mm	2 mm	gerade

Zwei Controlwurzeln: Totalzuwachs 6 mm, 7 mm. Länge der Marke II: 3 mm, 4 mm.

Versuch 4. 22 Lupinenwurzeln von 2 cm Länge. Abgetragener Spitzentheil 1,5 mm. Temperatur + 29 ° C. Horizontalstellung im feuchten Raum. Messung nach 24 Stunden.

Total-zuwachs	Länge der letzten Marke	Geotrop. Krümmung	Total-zuwachs	Länge der letzten Marke	Geotrop. Krümmung
8 mm	5 mm	gerade	10 mm	6 mm	20°
6 mm	4 mm	40°	8 mm	3 mm	40°
10 mm		gerade	9 mm	6 mm	30°
13 mm	6 mm	20°	15 mm	7,5 mm	40°
11 mm	8 mm	traumatrop. aufwärts	13 mm	6 mm	traumatrop. seitwärts
12 mm	6 mm	gerade	9,5 mm	2 mm	20°
8 mm	5 mm	30°	11 mm	9 mm	40°
14 mm	10 mm	traumatrop. seitlich	12 mm	7 mm	traumatrop. seitlich
10 mm	4 mm	gerade	10 mm	7 mm	50°
16 mm		20°	9 mm	4 mm	30°
6 mm	3 mm	traumatrop. seitlich	10 mm	6 mm	gerade

Drei Controlwurzeln: Totalzuwachs 15 mm, 19 mm, 20 mm. Länge von Marke II: 9,5 mm, 13 mm, 11 mm.

Ausser mit Lupinus experimentirte ich noch mit Keimwurzeln von Faba, Phaseolus multiflorus und Zea Mays, und zwar mit demselben Resultate. Fabakeimwurzeln sind weniger empfindlich als Lupinus, und insofern besser als Lupinus, als sie nicht so oft traumatropische Krümmung in Folge der erlittenen Verletzung aufweisen.

Als Ergebniss der angeführten Versuche ergiebt sich, dass das Längenwachsthum decapitirter Wurzeln nicht, wie es Fr.

Darwin[1]) und Kirchner[2]) behaupteten, gleich ist dem normaler. Wurzeln, die so weit decapitirt wurden, dass sie die geotropische Krümmungsfähigkeit verloren, zeigen vielmehr stets ein verringertes Längenwachsthum. Das normale Wachsthum kehrt erst dann wieder, wenn durch Regeneration die verloren gegangene Wurzelspitze ersetzt worden ist. An der Verringerung des Längenwachsthums scheint nach meinen Messungen die wachsende Zone ziemlich gleichmässig betheiligt zu sein. Jedenfalls ist die der Amputationsstelle zunächst gelegene Region allein nicht in auffälliger Weise im Längenwachsthum geschädigt. Dass man durch Entfernung der 1,5 mm langen Spitzenregion die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzel, so wie es Darwin behauptet hat, in den meisten Fällen aufhebt, haben auch meine Versuche ergeben. Einzelne Wurzeln finden sich jedoch in sehr vielen Versuchen, die sich trotz Spitzenamputation geotropisch krümmen. Es kann aber leicht geschehen, dass man in manchen Fällen das geotropisch empfindliche Gewebe nicht vollständig entfernt. Auch ist zu berücksichtigen, dass es nicht immer mit Sicherheit zu entscheiden ist, ob eine Abwärtskrümmung unter vielen decapitirten Wurzeln auf Geotropismus oder auf Traumatropismus beruht. Selbst vorsichtiges Arbeiten schliesst nicht ganz aus, dass man hier und da den Schnitt zur Abtrennung der Spitze nicht genau quer führt, und durch einseitige Verletzung auf diese Weise die Bedingung schafft zum Eintritt der Darwin'schen oder traumatropischen Krümmung. Jedenfalls ist die Mehrzahl unter vielen um 1,5 mm decapitirten Keimwurzeln zur Ausführung geotropischer Krümmung nicht mehr befähigt. Horizontal gelegte Fabawurzeln bleiben nach Entfernung der 1,5 mm langen Spitze fast immer gerade.

Hat man nun aber wirklich in der Thatsache, dass geköpfte Keimwurzeln sich nicht mehr geotropisch krümmen, den Beweis für die Darwin'sche Behauptung, die Spitze sei allein empfindlich für geotropische Reizung, zu erblicken? Die Bedenken gegen diesen Darwin'schen Schluss sind nicht mehr neu. Wiesner[3]) hob schon mit Recht hervor, dass das Ausbleiben

1) Fr. Darwin, l. c.

2) Kirchner, l. c.

3) Note über die angebliche Function der Wurzelspitze beim Zustandekommen der geotropischen Krümmung. Berichte d. deutsch. botan. Ges., 1884, p. 72.

geotropischer Krümmung nach Decapitirung noch kein directer Beweis für die Function der Spitze als sensibles Organ sei. Wenn wir eine derartige Verwundung der Wurzelspitze setzen, so ist a priori gar nicht abzusehen, was für Reactionen der operative Eingriff in dem Organismus wachrufen kann. Es ist nicht auszuschliessen, ob nicht durch die Verletzung der Wurzelspitze Vorgänge ausgelöst werden, welche das Eintreten einer geotropischen Krümmung geradezu verhindern. Diese Vorstellung hat eine experimentelle Stütze gewonnen in den Ergebnissen der Untersuchung Rothert's[1]) über die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes. Rothert fand, dass an den sehr ausgeprägt heliotropisch reagirenden Keimblättern von Avena und Phalaris sowohl die Spitzenregion, als auch der Untertheil des Cotyledo direct reizbar ist. Die Spitze ist jedoch relativ viel stärker heliotropisch empfindlich, als die Basalregion. Das Wachsthum, wie beiläufig bemerkt sein soll, findet ähnlich wie an Wurzeln, nicht so sehr im Spitzentheil (3 mm), als in dem unteren Theil statt. Entfernt man nun durch Abschneiden die Spitzenregion eines solchen Keimblattes, und untersucht das operirte Organ bezüglich seiner heliotropischen Reizbarkeit, so kann man keine heliotropische Reaction bei einseitiger Belichtung constatiren. Der Kotyledo wächst zwar langsamer als normal, doch ausreichend, um heliotropische Krümmung zuzulassen. Er hat auch den direct heliotropisch reizbaren Untertheil intact erhalten. Trotzdem ist er in Folge der erlittenen Verletzung nicht mehr im Stande, eine heliotropische Krümmung auszuführen. Diese Folgezustände der Verwundung dauern mindestens 24 Stunden. Dann kehrt wieder die heliotropische Reactionsfähigkeit des Keimblattes zurück. Es ist dies ein sehr klares Beispiel dafür, dass Decapitirung Ausbleiben von heliotropischer Reaction veranlassen kann, obgleich heliotropisch empfindliches Gewebe (in dem Mitteltheil des Keimblattes) noch vorhanden ist. Die Störung kann einerseits darin gedacht werden, dass nach der Decapitirung die Reizperception unterblieb, oder es könnte auch sein, dass die Empfindlichkeit intact blieb, aber die Reactionsfähigkeit durch die Verwundung geschädigt wurde. Ein anderer,

---

1) Rothert, l. c.

später noch ausführlich zu erörternder Versuch Rothert's zeigte nun, dass Avenakeimblätter, die erst eine Stunde lang einseitig belichtet worden waren und vor Eintritt einer heliotropischen Krümmung decapitirt wurden, heliotropische Nachwirkung aufwiesen. Die Decapitirung hatte somit die Reactionsfähigkeit der Kotyledonen nicht beeinträchtigt. Deshalb ist auch anzunehmen, dass das Ausbleiben der heliotropischen Krümmung an decapitirten Keimblättern auf Aufhebung der Reizempfindlichkeit durch den Verwundungsreiz beruht.

Diese Verhältnisse lassen sich ohne weiteres auf die geotropische Reizbarkeit der Wurzeln übertragen. Auch da ist der Einwand gestattet, dass geotropische Krümmungsunfähigkeit nach Entfernung der Spitze keineswegs direct für Wegfall des geotropisch empfindlichen Gewebes spricht. Die Sensibilität kann auch durch den Verwundungsreiz an sich aufgehoben worden sein.

Darwin hat bekanntlich noch einen anderen Versuch, der ebenfalls schon von Ciesielski ausgeführt worden war, zur Begründung seiner Theorie herbeigezogen. Dieser Versuch beruht auf der geotropischen Nachwirkung. Darwin liess Fabawurzeln etwa $1^1/_2$ Stunden horizontal liegen. Hierauf wurde ihre Spitze in der Länge von 1,5 mm entfernt, und die Wurzeln senkrecht in zerriebenen Torf eingepflanzt. Bis auf wenige Ausnahmen nun sah er sämmtliche decapitirte Wurzeln eine seitliche Krümmung ausführen, worauf sie erst wieder senkrecht abwärts wuchsen. Darwin schloss daraus, dass der geotropische Reiz von der sensiblen Spitze zur Zeit der Abtragung der letzteren bereits in die Wachsthumszone aufwärts geleitet worden sei, so dass auch nach Amputation der Spitze die geotropische Krümmung als Nachwirkungserscheinung ausgeführt werden konnte. Die letzterem Gedanken zu Grunde liegende Thatsache kann ich für Faba bestätigen. Lupinus albus verhält sich anders; hier kann eine derartige Nachwirkung nicht erzielt werden. Es gilt also das von Darwin angegebene Resultat nicht ganz allgemein. Meine Versuchsanstellung wich etwas ab, insofern ich die Nachwirkung am Klinostaten unter Eliminirung einseitiger Schwerkraftwirkung abwartete; und nicht die Wurzeln nach vollzogener Induction und Köpfung vertical stellte. Als Beispiele führe ich nachstehende Versuche an.

Versuch 1. Vicia Faba, grosssamige Varietät, Keimwurzeln. Elf Exemplare werden in horizontaler Lage sechs Stunden hindurch geotropisch inducirt, wobei sie durch übergeschobene Glasröhrchen an sofortiger Ausführung der Krümmung verhindert werden. Hierauf wurde die Spitze an allen in 1,5 mm Länge abgeschnitten und die Wurzeln auf den Klinostaten gebracht. Nach 14stündiger Rotation zeigen acht Wurzeln geotropische Nachwirkung, drei waren gerade. Von sechs gleichartig amputirten und frei horizontal aufgestellten Controlwurzeln hatte sich nach 24 Stunden keine geotropisch gekrümmt und alle waren gerade geblieben.

Versuch 2. Zehn Keimwurzeln von Lupinus albus wurden um 1,5 mm decapitirt, hierauf im feuchten Raum horizontal gelegt. Zu derselben Zeit wurde die gleiche Anzahl gleicher Wurzeln, ohne erst geköpft zu werden, in der gleichen Weise horizontal gelegt. Eine dritte Partie von zehn Wurzeln wurde mit der Bestimmung als Controlwurzeln ebenso behandelt wie die zweite Partie. Nach drei Stunden (Temperatur 19 ° C.) wurden sämmtliche drei Partien befreit. I kam sofort auf den Klinostaten. II wurde um 1,5 mm decapitirt, kam dann gleichfalls auf den Klinostaten. III (Controle) wurde ohne weitere Behandlung auf den Klinostaten gebracht. Nach fünf Stunden war der Versuch beendet. Partie I (decapitirt-inducirt): keine Wurzel geotropisch. II (inducirt-decapitirt): ebenfalls alle gerade. Die zehn Controlwurzeln wiesen sämmtlich geotropische Nachwirkung auf.

Schon das verschiedene Verhalten der einzelnen untersuchten Pflanzenarten nöthigt uns, die von Darwin aus seinen Experimenten an Faba gezogenen Schlussfolgerungen über Reizleitung nicht ohne Reserve hinzunehmen. Doch lässt sich noch von Lupinus vielleicht sagen, dass diese Pflanze für den Eingriff der Decapitirung zu empfindlich sei, und dadurch zu schwer geschädigt werde, um die Nachkrümmung noch ausführen zu können. Allein auch die Versuche Rothert's über den Einfluss der Köpfung an heliotropisch reizbaren Graskeimblättern lassen Darwin's Beweis für die Reizleitung mittels Decapitirung, als nicht allein entscheidend erscheinen. Wenn Rothert[1]) seine Avenakotyledonen zunächst

1) Rothert, l. c., p. 387.

eine Stunde lang einseitig beleuchtete, so dass sie bereits heliotropisch gereizt, aber noch nicht gekrümmt waren, und nun erst die Spitze abschnitt, so erzielte er eine schöne Nachwirkungskrümmung. Ebenso reagirten die Keimblätter auf einen bereits vor dem Köpfen inducirten geotropischen Reiz durch Nachwirkungskrümmung. Ob nun die Nachwirkung durch heliotropische Reizung der Spitze, oder des gleichfalls, aber schwächer, empfindlichen Mitteltheiles des Blattes, inducirt wurde, so sah Rothert stets nach Entfernung der Spitze die Reaction eintreten. In einem Falle, wo man gleichzeitig Spitze und Blattmitte beleuchtete, kann man demnach nicht mit Sicherheit sagen, dass eine nach Spitzenamputation auftretende Nachwirkung eine Fortleitung des heliotropischen Reizes aus der Spitze nach den weiter unten liegenden Theilen stattgefunden habe. Bei einer geotropisch reizbaren Wurzel, an welcher wir die Schwerkraft nicht localisirt, sondern allenthalben an Spitze und Wachsthumszone gleichmässig angreifen lassen, haben wir aber einen ganz analogen Fall, wie bei den heliotropisch empfindlichen Avenakeimlingen, die an Spitze und Mitte beleuchtet und sodann decapitirt wurden. Es ist klar, dass man bei der Wurzel, die man nach geotropischer Induction köpft, die hernach auftretende Nachwirkung ebensowenig ohne Weiteres einer stattgehabten Reizleitung aus der Spitze zuschreiben darf, wie beim Keimblatt von Avena. Wir wissen ja nicht, ob nicht auch die Wachsthumszone der Wurzel geotropisch sensibel ist. Dass sich decapitirte Wurzeln nicht mehr geotropisch krümmen, beweist, wie wir gesehen haben, noch lange nicht, dass die Wachsthumszone unempfindlich ist. Rothert wies auch mit Recht darauf hin, dass die Thatsache, dass durch Decapitirung die heliotropische Reizbarkeit sistirt wird, nicht die Ausführung eines bereits percipirten Reizvorganges zu stören braucht. Und so sehen wir in der That die heliotropisch direct nicht reizbaren decapitirten Avenakeimblätter, die bereits vor der Köpfung inducirte Action vollkommen ausführen. Es kann mithin auch den Inductionsversuchen Darwin's nicht jene unumschränkte Beweiskraft zukommen, welche ihnen beigelegt worden ist. Die Methode des Abschneidens der Spitze genügt allein nicht, um die Darwin'sche Lehre von der Spitzenempfindlichkeit ausreichend zu begründen.

Dass die Wurzelspitze thatsächlich das reizempfindliche Organ für Geotropismus ist, lässt sich aber auf andere Art streng erweisen.

B. Versuche mittels Spitzenablenkung.

Die Vortheile der so bezeichneten Methode bestehen darin, dass keine Verwundung und auch keine merkliche Veränderung der Wachsthumsenergie der Wurzel herbeigeführt wird. Das Princip ist kurz folgendes:

Wird die Wurzelspitze, ohne irgendwelche Beschädigung, rechtwinklig scharf abgebogen gegen den übrigen Theil der Wurzel, so gewinnt man ein Präparat, an dem man Wachsthumszone und Spitze gesondert dem einseitigen Einfluss der Schwere unterwerfen kann. Wenn z. B. eine derartige Wurzel horizontal gelegt wird, und nur die rechtwinkelig abgebogene Spitze vertical nach abwärts sehen lässt, so befindet sich nur die Wachsthumszone, nicht aber die Spitze in jener Lage, aus der mittels geotropischer Reizung ein Krümmungsvorgang ausgelöst werden kann. Ist die Wachsthumszone geotropisch empfindlich, so muss in ihr geotropische Krümmung auftreten. Ist sie es aber nicht, sondern die Spitze allein, die geotropisch sensibel ist, so darf das Wurzelpräparat keine Krümmung ausführen, indem sich die Spitze in einer Lage befindet, die keine geotropische Reizkrümmung veranlasst. Es leuchtet ein, dass man auf diese Weise prüfen kann, inwiefern Darwin's Lehre von der Sensibilität der Wurzelspitze richtig ist.

Es gelingt nun thatsächlich unschwer, an Wurzeln eine solche geeignete Krümmung des Spitzentheiles zu erzielen. Die jüngsten Partien der Wurzel sind ja hervorragend mit der Eigenschaft begabt, sich an kleine im Wege liegende Hindernisse fest anzuschmiegen und sie durch Umwachsen zu umgehen. Diese Plasticität[1]) kann man dazu benutzen, um Keimwurzeln in kleine rechtwinkelig umgebogene Röhrchen aus ganz dünnem Glas hineinwachsen zu lassen. Der Versuch geht ganz anstandslos von statten, nur muss man hierbei durch Anwendung des Klinostaten

1) Vergl. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, 1893, p. 362.

den Geotropismus unwirksam machen. Man kann auf diese Weise an Wurzeln jede gewünschte Krümmung hervorrufen. Bei unseren Versuchen galt es nun, ca. 1,5 bis höchstens 2 mm der Wurzelspitze möglichst scharf rechtwinkelig abzubiegen.

Hierzu verwendete ich Glasröhrchen, die aus zwei rechtwinklig gegeneinander geneigten Schenkeln von 1,5—2 mm Länge bestanden, deren einer offen, der andere aber zugeschmolzen war. Die Weite der Röhrchen musste zum Durchmesser der Wurzeln, die jeweilig zum Versuche herangezogen wurden, in bestimmtem Verhältniss stehen. Die Capillaren durften nicht zu enge sein; es musste vielmehr ein kleiner Zwischenraum zwischen Röhrchen und Wurzel bleiben, so dass die letztere sehr leicht in ihrer Hülle sich verschieben liess. Das Gewicht der Glasröhrchen betrug durchschnittlich 30 Milligramm, was für kräftige Keimwurzeln keine nennenswerthe Belastung bildet. Man kann sich derartige Glascapillaren ohne Mühe durch Ausziehen eines dickwandigen, leicht schmelzbaren Rohres im Gebläse herstellen, wobei man nur darauf zu achten hat, dass das Röhrchen bei genügend weitem Lumen möglichst dünne Wände erreicht. Eine scharf rechtwinkelige Biegung der Röhrchen erhält man durch vorsichtiges Erhitzen einer ganz kleinen Stelle derselben; natürlich darf an der Biegungsstelle keine Verengerung durch Abknicken erzeugt werden. Hierauf wird der eine Schenkel bis auf 1,5 mm abgeschmolzen und der andere Schenkel bis auf dieselbe Länge abgesprengt und an seinem Rande möglichst glatt durch Anschmelzen gemacht. Man wählt sodann aus den auf diese Weise hergestellten Röhrchen solche aus, welche auf die Spitzen der zu präparirenden Wurzeln bequem passen und den letzteren genügenden Spielraum lassen, ohne aber allzuweit zu sein. Das Hineinwachsenlassen der Wurzeln bewerkstelligte ich am besten so, dass ich vor den an der horizontalen Klinostatenachse angebrachten Keimwurzeln die Glasröhrchen an einem Kork mittels Klebwachses befestigte und vorsichtig die äusserste Wurzelspitze in ihr gegenüberstehendes Käppchen bis nahezu zur Biegungsstelle hineinschob. Es lassen sich so leicht ziemlich zahlreiche Versuchsobjecte an einem Kork anbringen, der den Kork mit den Glasröhrchen gegenübersteht. Die ganze Vorrichtung wurde im dunklen dampfgesättigten Glascylinder des Pfeffer'schen

Klinostaten so lange in langsamer Rotation erhalten, bis die Keimwurzeln um die Biegungsstelle der Röhrchen herumgewachsen waren und das Ende des Glaskäppchens erreicht hatten. Die dazu nöthige Zeit wurde empirisch bestimmt. Sie währte bei 18—19 ° C. Zimmertemperatur etwa 8—10 Stunden. Sobald constatirt war, dass die Wurzelspitzen an dem geschlossenen Ende der Röhrchen angelangt waren, wurden die Versuchsobjecte vom Klinostaten entfernt. Die Glaskäppchen liessen sich nun leicht von dem feucht gewordenen Klebwachs loslösen und hielten fest an den Wurzeln, die nun die gewünschte rechtwinkelige Abbiegung ihrer 1,5 mm langen Spitze aufwiesen. Zum Gelingen des Versuches ist es unbedingt nöthig, dass sich das Glaskäppchen ganz leicht von der Wurzel abnehmen und wieder an dieselbe aufsetzen lässt. Denn wenn es der Wurzel zu straff anliegt, so presst sich die Wurzel schon während des Hineinwachsens und vielmehr noch im weiteren Verlaufe des Versuches in Folge ihres Wachsthumes immer mehr an die Glaswände an, es treten die Folgeerscheinungen des Wachsthumes unter hohen Widerständen ein, Verkürzung und Vorschiebung der Wachsthumszone[1]), starke Nutationen, schliesslich Durchscheinendwerden und Absterben der Spitze. Andererseits dar das Röhrchen nicht zu weit sein, da es sonst von der Wurzel einfach abgestreift wird.

Die mit richtig passenden Glaskäppchen versehenen Wurzeln zeigen bezüglich ihres Längenwachsthums keinerlei merklichen Unterschied gegenüber normalen. In vielen angestellten Vergleichen wuchsen die Käppchenwurzeln mit demselben 24stündigen Totalzuwachs, wie die Controlwurzeln des Versuches. Sehr instructiv ist in dieser Hinsicht das Verhalten horizontalgelegter Wurzeln mit abwärts gerichteter Spitze. Der neue Zuwachs drängt immer die älteren Theile aus dem Käppchen heraus, und die älteren Theile stellen sich mit den ausserhalb des Röhrchens befindlichen Theilen der Wurzel in eine gerade Linie. Dies ist die Folge der Zwangslage, in der sich die Wurzel in Folge des gebogenen Käppchens befindet. Es ist klar, dass dazu eine gewisse höhere Wachsthumsenergie gebraucht werden muss, als bei normalem Längenwachsthum. Wenn wir aber berücksichtigen,

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, p. 351.

mit welcher Kraft die Wurzel gegen Wachsthumswiderstände zu arbeiten im Stande ist (nach Pfeffer (l. c.) vermag die Wurzel von Faba einen Druck von 13—14 Atmosphären aufzuwenden), so ist der durch das Käppchen bedingte Widerstand als relativ gering zu schätzen, ein Verhältniss, dass sich auch in der nicht merklichen Alteration des messbaren Längenwachsthums äussert. Auch die Gestalt der Wurzelspitze wird nicht verändert, wenn man den Glasköppchen die geeignete spitzkonische Form giebt, die sie ohne Weiteres durch das Abschmelzen erhalten.

Nimmt man den Wurzelpräparaten die Käppchen ab, so gleicht sich die gegebene Biegung der Spitze nicht etwa in Folge elastischer Eigenschaften der Wurzel aus, sondern sie bleibt bestehen. Nach einiger Zeit ändert sich dieses Verhältniss allerdings und zwar verschieden, je nach der Stellung, die man der Wurzel gegen die Verticale giebt. An vertical gestellten Wurzeln, deren Spitze horizontal zur Seite steht, und an horizontalen, deren Spitze man vertical aufwärts gestellt hat, sieht man binnen Tagesfrist einen Ausgleich der künstlich hervorgerufenen Krümmung zu Stande kommen. Derselbe beruht besonders auf der noch ausführlich zu besprechenden Eigenschaft der Eigenrichtung der Wurzel. An horizontal gelegten Wurzeln mit abwärts sehender Spitze kommt aber kein derartiger Ausgleich zu Stande, weil ja die Spitze durch ihre geotropischen Eigenschaften in ihrer Lage festgehalten wird. Die mit Glasköppchen versehenen Wurzeln bleiben 2—3 Tage sicher in ihren Eigenschaften unverändert, vielleicht noch länger; es wurde nicht weiter verfolgt, wie lange sie sich derart kultiviren lassen. Auch horizontalgestellte Wurzeln mit abwärts abgebogener Spitze, ohne Beibehaltung des Käppchens, behalten 1—2 Tage ihre Gestaltung bei. Dann ändert sich aber das Verhältniss, indem ja stets ein geringer Theil der wachsenden Region mit der Spitze abgebogen ist, und sich auf diese Weise der rechtwinkelig abgebogene Theil der Wurzel schliesslich bedeutend verlängert. Zum Zwecke der geotropischen Versuche ist es daher vorzuziehen, die Käppchen an den Wurzeln zu lassen.

Behufs Untersuchung des geotropischen Verhaltens der Käppchenwurzeln wurden die Präparate theils horizontal, theils vertical aufgestellt. In ersterer Lage konnte man wiederum die Richtung der Wurzelspitze variiren.

Versuchspflanzen waren Lupinus albus, Vicia Faba, kleinsamige Varietät, Phaseolus multiflorus, Pisum sativum und Zea Mays. Mit allen gelangen die Experimente gleich gut.

Wird an horizontal liegenden Wurzelpräparaten die Wurzelspitze nach abwärts orientirt, so zeigt sich das bemerkenswerthe Verhalten, dass eine geotropische Krümmung ausbleibt. Die Wurzel wächst horizontal weiter; der Zuwachs fügt sich in derselben Richtung an, welcher der Wachsthumszone ursprünglich gegeben worden ist. Die Spitze bleibt sowohl durch das Käppchen fixirt, als auch durch ihre geotropischen Eigenschaften gezwungen, in der vertical abwärts gerichteten Lage stehen. Die Thatsache, dass keine geotropische Krümmung innerhalb der Wachsthumszone auftritt, lässt sich nur so deuten, dass die Wachsthumsregion selbst für geotropische Reizung direct nicht empfindlich ist.

Stellt man dagegen das Präparat vertical auf, so dass die Wachthumsregion der Wurzel in ihrer normalen vertical abwärts gerichteten Lage sich befindet, und nur die Wurzelspitze abgelenkt, und zwar in horizontaler Lage erscheint, so wird geotropische Reaction ausgelöst. Nach einigen Stunden entsteht in der verticalen Wachthumsregion eine Reizkrümmung mit der Concavität an der Flanke, welcher die Wurzelspitze abgekehrt ist. Dieselbe erreicht schliesslich den Winkel von 90°. Hierdurch wird aber die Wurzelspitze in ihre geotropische, vertical abwärts gerichtete Gleichgewichtslage gebracht. In diesem Versuch wurde bloss die Wurzelspitze einseitiger Schwerkraftwirkung ausgesetzt und dabei eine Reaction innerhalb der Wachsthumszone ausgelöst. Die Wurzelspitze ist somit geotropisch reizbar, aber nicht die Wachsthumsregion, wie es schon der erstangeführte Versuch mit horizontal liegenden Käppchenwurzeln lehrte. Wir haben in diesen Experimenten den ersten, wirklich exacten Beweis für die Richtigkeit der Anschauungen Darwin's zu erblicken. Es vermag nur die Spitze der Wurzel allein einen geotropischen Reiz zu percipiren, nicht aber die Wachsthumsregion.

Mit den nach obiger Methode hergestellten Wurzelpräparaten lassen sich noch einige Versuche ausführen, welche zeigen, dass sich die abgelenkte Spitze stets in die vertical abwärts gerichtete Lage mittels Krümmung innerhalb der Wachsthumszone zurück-

begiebt, und insofern ebenfalls zum Verständniss der ausschliesslichen geotropischen Empfindlichkeit der Wurzelspitze lehrreich sind.

Legt man eine Käppchenwurzel horizontal, doch so, dass ihre Spitze nicht vertical abwärts, sondern seitlich abgelenkt erscheint, so ist nach den bereits citirten Erfahrungen anzunehmen, dass die Wurzel in der Wachsthumszone eine geotropische Krümmung ausführen wird, die eine Rückkehr der Spitze in vertical abwärts gerichtete Lage zum Endziel hat. Dem geschieht wirklich so. Der Krümmungsvorgang ist allerdings complicirter, als in den obigen Fällen, doch im Wesentlichen aus denselben Actionen zusammengesetzt. Zunächst wächst die obere Seite der horizontalen Wachsthums- und Krümmungsregion, wie natürlich, stärker als die untere; es entsteht eine Abwärtskrümmung, die aber noch nicht die Spitze in die verticale Lage bringt. Letztere steht vielmehr noch horizontal. Es kommt nun noch eine zweite Krümmungsaction hinzu, die nicht anders geartet ist, als die, welche wir bei vertical stehenden Käppchenwurzeln schilderten, und durch die die Wurzelspitze in die verticale Lage gebracht wird. Der Krümmungsprocess enthält daher eigentlich zwei Actionen, eine Abwärtskrümmung und eine seitliche Krümmung. Dieselben verlaufen jedoch nicht etwa nacheinander, sondern gleichzeitig als abwärts und seitlich gerichtete Krümmung. Die Figuren 1 und 2, welche sich zunächst auf die Vorgänge an vertical gestellten Käppchenwurzeln beziehen, erläutern auch zugleich die letztgeschilderten Processe. Wäre Fig. 1 ein horizontal stehendes Wurzelpräparat mit seitlich abgelenkter Spitze, von oben gesehen, so findet der abwärtsgerichtete geotropische Krümmungsvorgang in einer senkrecht auf der Papierebene stehenden Verticalebene statt. Gleichzeitig erfolgt aber im Sinne von Fig. 2 eine seitliche Krümmung. Der Enderfolg ist natürlich eine Abwärtsstellung der Wurzelspitze.

Aehnlich, doch noch etwas complicirter verläuft die geotropische Krümmung an Wurzelpräparaten, die horizontal liegen, während die Wurzelspitze vertical aufwärts sieht. Auch da findet eine Abwärtskrümmung statt, die die Spitze erst in horizontale Lage bringt (Fig. 2 würde die Wurzel (horizontal gedacht) von der Seite gesehen darstellen). Eine weitere, zugleich mit einer seitlichen Krümmung verbundene Action bringt die Spitze in die

vertical abwärts gerichtete Lage. Auch da verlaufen die nach verschiedenen Raumrichtungen zielenden Krümmungen gleichzeitig in einer Action, die damit endet, dass die Spitze, nachdem sie die Kurve der Krümmung durchlaufen, vertical abwärts sieht[1]).

Es ist demnach bei beiden letztbesprochenen Versuchen der Krümmungsverlauf ein solcher, dass die Wurzelspitze eine nach abwärts und seitwärts gerichtete Kurve im Raume beschreibt.

Zu beachten ist dabei, dass während der Stellungsänderung der Wurzelspitze auch die geotropische Reizung fortwährend geändert werden muss.

Aus den erwähnten Thatsachen ergiebt sich auch unmittelbar die Begründung der Darwin'schen Reizleitungslehre. Denn wenn eine vertical aufgestellte Wurzel, deren Spitze aber horizontal durch das Glaskäppchen abgebogen ist, sich in der wachsenden Region um 90° geotropisch krümmt, so bedeutet dies, dass der von der Spitze percipirte Reiz sich in die nicht unter einseitigem Schwerkrafteinfluss stehende Zuwachszone fortgepflanzt haben muss, um daselbst den Krümmungsvorgang hervorzurufen.

Die Dauer, binnen welcher die geotropischen Krümmungsvorgänge an Käppchenwurzeln nach Beginn der Induction in's Leben treten, unterscheidet sich in keiner Weise von der an normalen Wurzeln zum Eintritt geotropischer Reaction erforderlichen Zeit.

Wie gross die Länge der geotropisch sensiblen Spitzenregion ist, lässt sich ebenfalls aus Versuchen an Käppchenwurzeln einigermassen sicherstellen. Horizontale Käppchenwurzeln mit abwärts gerichtetem, 1,5 mm langem Spitzentheil krümmen sich, wie wir sahen, nicht geotropisch. Es kann daher die Wachsthumsregion in 1,5 mm Entfernung vom Vegetationspunkt nicht mehr geotropisch empfindlich sein, oder wenigstens

---

1) Vielleicht würde aber keine geotropische Reaction ausgelöst, wenn unter Vermeidung von Nutationen die Wurzelspitze genau vertical nach aufwärts gerichtet bliebe. Nach später mitzutheilenden Versuchen ist es nämlich kaum wahrscheinlich, dass in invers senkrechter Lage an Wurzeln geotropische Reizung erfolgt, und dass dieselbe, wo sie erzielt wird, wohl nur erst durch Nutationen eingeleitet wird. Die Sache wurde an Käppchenwurzeln nicht weiter verfolgt. Es ist auch nicht leicht, die Wurzelspitze ganz genau vertical abzulenken und genau nach aufwärts zu richten.

kommt ihre geotropische Sensibilität für den richtenden Einfluss der Erdschwere nicht mehr in Betracht. Ich stellte auch Versuche an, bei denen nur 1 mm des Spitzentheiles von Keimwurzeln von Lupinus albus mittels Glaskäppchen abgebogen wurde. Wurden derartige Wurzeln, die Spitze nach abwärts, horizontal gestellt, so blieben sie im Verlaufe des Versuches nicht vollständig gerade, sondern bogen sich unter einem geringen Winkel schief nach abwärts. Daraus ist zu schliessen, dass in diesem Falle im horizontal gestellten Theile der Wurzel geotropisch sensibles Gewebe vorhanden war. Mit dem Ergebnisse der früher angestellten Versuche, wobei durch verticale Abbiegung von 1,5 mm Spitzentheil eine vollständige Trennung des geotropisch sensiblen und nicht sensiblen Gewebes erzielt worden war, ist bewiesen, dass nur der äusserste $^1/_2$ mm des horizontalen Wurzeltheiles den Reiz percipirt haben konnte. Es genügt demnach auch nicht, nur einen Theil der geotropisch empfindlichen Wurzelspitze für den Schwerkraftreiz auszuschalten, um geotropische Krümmung der Wachsthumsregion hintanzuhalten. Es muss vielmehr die ganze empfindliche Zone vertical gestellt werden. Die Länge der geotropisch sensiblen Wurzelspitze muss somit auf durchschnittlich anderthalb Millimeter geschätzt werden. Hierbei ist die Länge der Wurzelhaube (ca. $^1/_2$ mm) nicht mitgerechnet, sondern die Wurzelspitze vom Vegetationspunkt an gemessen, und die Höhe der Haube stets ausser Acht gelassen worden.

Dass die angrenzenden Theile der Wachsthumszone in geringem Grade ebenfalls geotropisch empfindlich sind, ist sehr wahrscheinlich, wenn auch nicht direct nachzuweisen. Selbst unter Anwendung hoher Centrifugalkraft (38fache Beschleunigung der Schwere g) gelang mir es nicht, ihre Empfindlichkeit sicherzustellen, doch besteht eine ganz scharfe Abgrenzung geotropisch sensibler und nicht sensibler Gewebe wohl gewiss nicht; die geotropische Empfindlichkeit wird, wenn auch ziemlich rasch, successive gegen die Zone des stärksten Zuwachses hin abnehmen.

Ueber die Localisation der geotropischen Sensibilität in einem bestimmten Gewebe lässt sich wenig sagen. Jedenfalls ist es nicht richtig, die Empfindlichkeit, wie es Firtsch[1]) annimmt,

1) Firtsch, Berichte d. deutsch. botan. Ges., 2. Bd., 1884, p. 248.

nur dem Calyptrogen zuzutheilen. Da die empfindliche Zone circa 1,5 mm vom Vegetationspunkt erst aufhört, müssen auch die Gewebe des Vegetationskegels der Wurzel mit geotropischer Empfindlichkeit begabt sein, indem das Calyptrogen nicht so hoch hinaufgeht.

An Nebenwurzeln sind die Versuche mit Glaskäppchen schwieriger auszuführen als an Hauptwurzeln. Man hat mit dem Umstand zu kämpfen, dass die Wachsthumszone relativ sehr kurz ist. So beträgt die Zuwachsregion für Nebenwurzeln von Vicia Faba nur 5 mm. Die Käppchen müssen dementsprechend viel kürzere Schenkel haben. Es gelingt auch an Nebenwurzeln, mittels Abbiegung der etwa 1 mm langen Spitze geotropische Krümmung auszuschalten, indem man die Spitze in die geotropische Gleichgewichtslage, d. h. in den geotropischen Grenzwinkel, bringt, und der Wachsthumszone beliebige Stellungen giebt. Man hat daher anzunehmen, dass auch an Nebenwurzeln die Spitze das einzige sensible Organ für geotropische Reizung sei.

II. Die Localisirung geotropischer Empfindlichkeit in Stengeln.

Für die Wurzeln ist bisher in allen untersuchten Fällen eine räumliche Trennung der empfindenden und der Krümmungszone gefunden worden. Nicht selten scheint ferner eine bevorzugte Empfindlichkeit der Spitze, sowohl für geotropische als heliotropische Reize, den zuerst gebildeten Blättern von monokotylen Keimpflanzen (Gräsern) in ihrer Jugend innezuwohnen, wie es die Erfahrungen von Ch. Darwin[1]) und Rothert[2]) beweisen. Die überwiegende Mehrzahl älterer Stengeltheile scheint hingegen nicht bloss an ihrer Spitze, sondern auch in ihrer Wachsthumszone geotropisch sensibel zu sein. Dafür spricht die leicht anzustellende Beobachtung, dass sich einzelne Stücke der zerschnittenen Stengel noch geotropisch zu krümmen vermögen.

---

1) Darwin, Bewegungsvermögen, p. 400.
2) Rothert, l. c.

Eine Zusammenstellung der bekannten Thatsachen über Localisation geotropischer Empfindlichkeit ist bei Pfeffer[1]) einzusehen, und es entspricht dieselbe auch heute vollständig unseren Kenntnissen hierüber, indem aus neuester Zeit keine wesentlichen neuen Beobachtungen hierüber vorliegen. Im Anschluss an meine Studien über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze versuchte ich, mich über die an Stengeln herrschenden Verhältnisse zu belehren. Wenn auch das Resultat, zu dem ich kam, wesentlich nur bereits bekannte Thatsachen bestätigt, so halte ich es doch nicht für ganz überflüssig, die erhaltenen Ergebnisse kurz mitzutheilen, besonders insoweit sie die Frage nach der Reizleitung im geotropisch inducirten Stengeltheile betreffen.

Ich nahm zu meinen Versuchen Stengel von Pflanzen aus sehr verschiedenen Familien vor, unter denen sich als besonders gute Objecte das Hypokotyl von Helianthus annuus, Stengel von Hippuris und auch von Campanula rapunculoides und Linaria genistaefolia erwiesen. Die Ergebnisse unterschieden sich bei den einzelnen Species in keiner merklichen Weise, so dass ich mich hier darauf beschränken kann, eine Auswahl von Versuchen an Helianthus und Hippuris mitzutheilen.

Schneidet man von circa 6 cm hohen Keimpflanzen von Helianthus die Spitze an der Ursprungsstelle der Kotyledonen ab, und legt die geköpften Hypokotyle horizontal, so krümmen sich dieselben, wie ein Vergleich mit normalen Objecten ergiebt, in genau derselben Zeit und ebenso intensiv geotropisch aufwärts, wie unverletzte Pflänzchen. Auch wenn man 1 cm und 2 cm des oberen Endes abschneidet, tritt immer noch geotropische Reaction an dem horizontal gelegten unteren Theile ein. Trägt man aber die ganze obere Hälfte des Hypokotyls (3 cm) ab, so krümmt sich der stehen gebliebene Rest nicht mehr geotropisch, wenn man ihn umlegt. Dies beruht nicht darauf, dass die untere Hälfte des Hypokotyls nicht mehr wächst; Messungen ergeben, dass auch diese Theile, wenn auch nicht in bedeutendem Grade, Längenwachsthum besitzen. Von einer localisirten geotropischen Empfindlichkeit der Spitze des Helianthushypokotyls kann nach diesen Versuchen jedenfalls nicht die Rede sein. Die sensible

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1881, Bd. II, p. 328.

Zone erstreckt sich mindestens 2 cm in der wachsenden Region herab. Der Ausfall des letzterwähnten Versuches mit Entfernung der ganzen oberen Hälfte des Hypokotyls ist hingegen nicht streng beweisend für Abwesenheit der Empfindlichkeit im stehengebliebenen Stumpfe. Nach bereits im vorigen Capitel erwähnten Erfahrungen ist es ja nicht ausgeschlossen, dass der Verwundungsreiz den Eintritt geotropischer Reaction hemmt.

Zur Ergänzung ist es daher nützlich, die Ergebnisse von Versuchen zu erfahren, bei denen Verletzung der Keimlinge vermieden wurde. Man kann, ähnlich wie ich an Wurzeln verfuhr, auch an Stengeln verschiedene Theile derselben zueinander rechtwinkelig biegen, und auf diese Art die geotropischen Eigenschaften der einzelnen Stengeltheile isolirt studiren, ohne den Stengel zu verletzen. Hinreichend biegsame Objecte sind leicht zu bekommen. Das Helianthushypokotyl z. B. lässt sich relativ gut, ohne Schädigung, ziemlich scharf rechtwinklig biegen. Das Festhalten der mechanisch hervorgerufenen Biegung gelingt ziemlich gut mittels Umwickeln der zu krümmenden Strecke mit nicht zu weichem und nicht sprödem Wachs (rothem Klebwachs). Man rollt um den geraden Stengel an der zu biegenden Stelle ein gewalztes dünnes Wachsplättchen mehrmals herum, und ertheilt sodann der umwickelten Strecke die gewünschte Krümmung. Falls man die Wachshülle nicht allzu dünn genommen hat, behält der Stengel die künstlich ertheilte Krümmung gut bei. Die Versuchsergebnisse geben hinreichend Aufschluss über die Localisation der Empfindlichkeit und auch über die Rolle, welche eine Reizleitung in geotropisch inducirten Stengeln ausübt.

Biegt man 2 cm von der Spitze des Hypokotyls in der angegebenen Weise mechanisch rechtwinkelig ab, und legt das Hypokotyl horizontal, während man die abgebogene Spitze vertical aufrecht stehen lässt, so krümmt sich das Hypokotyl geotropisch nach aufwärts. Ebenso erfolgt die Aufwärtskrümmung, falls man die Spitze vertical abwärts abgebogen hatte; dabei muss man aber durch vollständige Fixirung eine Krümmung innerhalb des Spitzentheiles selbst verhindern.

Wenn man Hypokotyle, deren 2 cm langer Spitzentheil rechtwinkelig abgebogen wurde, vertical aufrecht stellt, wobei die fixirte Spitze horizontal steht, so tritt keinerlei geotropische Krümmung an der Keimpflanze ein.

Biegt man 3 cm, also die obere Hälfte des 6 cm langen Keimstengels rechtwinkelig ab, so findet man, wenn man den unteren Theil des Hypokotyls horizontal legt, während der obere in irgend einer anderen um 90° entfernten Lage unbeweglich fixirt ist, keine geotropische Krümmung an der unteren Hälfte. Stellt man die untere Hälfte vertical, wobei die obere horizontal fixirt liegt, so tritt ebenfalls keine geotropische Reaction an dem Keimstengel ein.

Die so erhaltenen Resultate widersprechen in keiner Weise den Decapitirungsversuchen. Es stellt sich heraus, dass die geotropisch sensible Zone wirklich etwa die obere Hälfte des 6 cm langen Hypokotyls in sich begreift. Sie umfasst somit zwar nicht die ganze, aber doch den grössten Theil der wachsenden Region des Keimstengels. Mithin fällt im Allgemeinen am Helianthuskeimling die krümmungsfähige Zone mit der geotropisch empfindlichen Zone zusammen. Der geotropische Reiz wird an demselben Orte percipirt, woselbst der ausgelöste Krümmungsvorgang ins Werk gesetzt wird. Schon aus dieser Thatsache ergiebt sich, dass der Reizleitung in dem Keimstengel von Helianthus nicht die Bedeutung im Ausmaasse, wie sie den Wurzeln zukommt, beizumessen ist. Unsere Versuche zeigten, dass man in einem vertical aufrecht gestellten, geotropisch sensiblen Theil keine Krümmung auslösen kann, wenn man die darüber liegende gleichfalls geotropisch empfindliche Strecke des Keimstengels unbeweglich in horizontaler Lage festhält. Ebenso krümmt sich ein geotropisch nicht empfindlicher, doch wachsender Theil nicht, wenn der darüber liegende sensible Theil horizontal fixirt worden ist. Man kann daher sagen, dass durch geotropische Reizung eines Theiles der sensiblen Zone niemals auf weitere Strecken hin ein Auslösungsvorgang in benachbarten vertical stehenden Theilen inducirt werden kann. Die ausgelöste Krümmung findet mithin stets in ungefähr der gleichen Zone statt, in welcher der geotropische Reiz percipirt worden ist.

An Hippurisstengeln, welche ganz ausgezeichnet geotropisch reagiren, lässt sich mühelos das analoge Verhältniss feststellen, wie es durch die Versuche an Helianthus dargelegt worden ist. Man kann auch an Hippuris mehrere Centimeter der Stengelspitze abtragen, ohne dass die Reactionsfähigkeit im Mindesten

geändert wird. Localisirte Spitzenempfindlichkeit ist nicht vorhanden. Hat man in der schon beschriebenen Weise ca. 4 cm Spitze senkrecht abgebogen und legt den Stengel horizontal, so krümmt sich sowohl der Stengel als auch die Spitze, falls letztere nicht aufrecht stand, geotropisch. Die Reizung geschieht somit in beiden Theilen gesondert. Wenn man dabei die Spitze vertical abwärts unbeweglich fixirt hatte, und die geotropische Krümmung in dem horizontal liegenden unteren Stengeltheil constatirt, ist noch immer die Möglichkeit einer Reizleitung, den Wurzeln analog, nicht ausgeschlossen. Dass eine solche aber nicht vorhanden ist, beweist der Versuch, wobei man den Stengel vertical aufrecht stellt und die Spitze horizontal unbeweglich fixirt; der verticale Theil krümmt sich nicht.

Ein wesentlicher gegenseitiger Einfluss der aufeinanderfolgenden Stengelzonen bezüglich der geotropischen Krümmungsvorgänge in ihnen lässt sich nach den angeführten Versuchen nicht behaupten. Wenigstens auf merkliche Distanzen findet er wohl nicht statt. Kohl[1]) meint an Stengeln ausser der localen Empfindlichkeit noch eine Reizzuleitung von oben her annehmen zu müssen. An und für sich noch reizbare Stengelpartien sollen von weiter oben liegenden Theilen des Stengels einen Reiz zugeleitet erhalten, so dass jede Stengelpartie eine directe und eine indirecte geotropische Empfindlichkeit besitzt, die sich summiren. Als Beweis für diese Ansicht führt Kohl an, dass sich zerlegte Stengel, und auch bis zur Mitte eingeschnittene, schwächer krümmen als intacte; es soll an den verletzten Objecten der von oben zugeleitete Reiz weggefallen sein, so dass die Schwächung der Reactionsfähigkeit auf Fortfall der „indirecten Reizung“ zurückzuführen wäre. Dieser Beweis ist aber gewiss nicht ausreichend, da ja die Wundreaction nach gesetzter Verletzung an sich Herabsetzung, vielleicht sogar, wie an decapitirten Wurzeln oder Avenakeimblättern, Vernichtung der geotropischen Reizbarkeit bedingen kann. Die mittels der von mir angewendeten Abbiegungsmethode erzielten Versuchsergebnisse lassen die Forderung einer Unterscheidung zwischen directer und fortgeleiteter Reizbarkeit nicht nothwendig erscheinen. Dass trotz dieser negativen Versuchsresultate in gewissem Sinne

1) Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen, Marburg 1894, p. 21.

eine Fortpflanzung des geotropischen Reizes in Stengeln unbedingt stattfinden muss, lehrt der ganze Vorgang der Krümmung, wie er sich an Stengelorganen abwickelt. Aehnliche Reizfortpflanzung findet bekanntlich an Ranken statt, welche sich auch an jenen Stellen einkrümmen, die mit der berührenden Stütze nicht in directem Contacte stehen[1]).

Im Allgemeinen lässt sich also sagen, dass bei den meisten Stengeltheilen erwachsener und vieler Keimpflanzen der geotropische Reizvorgang von jener Zone percipirt wurde, in welcher er zur Ausführung kommt. Eine weitgehende Reizleitung, wie sie räumliche Trennung von empfindlicher und Actionszone nöthig macht, ist hier nicht vorhanden, sondern die gegenseitige Beeinflussung erstreckt sich nur auf gewiss ganz kleine Entfernungen. Natürlich ist es nicht ausgeschlossen, dass es Stengelorgane giebt, welche sich bezüglich der Localisirung ihrer geotropischen Sensibilität den Wurzeln durchaus ähnlich verhalten.

Es ist ferner darauf hinzuweisen, dass im Falle des Erlöschens der geotropischen Krümmungsfähigkeit eines Stengeltheiles, wobei aber die Sensibilität nicht gestört wird, zur Einleitung geotropischer Reaction nothwendig eine weitgehende Reizfortpflanzung in krümmungsfähige Regionen stattfinden muss. Für Heliotropismus an Stengeln hat bereits Rothert[2]) einen Fall von Galium purpureum angegeben. Hier kann durch einseitige Belichtung der Spitze eines ausgewachsenen, nicht mehr krümmungsfähigen Internodiums eine geotropische Krümmung in dem mehrere Centimeter weit entfernten Knotentheil ausgelöst werden. Der Reiz muss sich somit durch diese relativ bedeutende Strecke in dem nicht mehr reactionsfähigen Internodium fortgepflanzt haben.

Ob aber nun die Reizperception in einem verschiedenen, oft entlegenen Theil des Stengels, als in der Krümmungsregion, zu Stande kam, oder ob der percipirte Reiz an Ort und Stelle den Auslösungsvorgang folgen lässt, so bleibt doch das schliessliche Ergebniss dasselbe. Wie Sachs[3]) fand, ist die geotropische

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Bd., p. 252.

2) Rothert, Ueber die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes. Berichte der deutsch. botan. Gesellschaft, Bd. 10 (1892), p. 385.

3) Sachs, Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg, Bd. I, p. 453 und Gesamm. Abhandl. Bd. II, p. 961 Anmerkung.

Krümmung der Wurzeln etwa dieselbe, als ob sie bei directer geotropischer Empfindlichkeit der Wachsthums- und Krümmungsregion entstanden wäre.

Zweiter Abschnitt.
Aeussere Beeinflussung geotropischer Reizvorgänge.

Die hier behandelten Untersuchungen hatten zur Aufgabe experimentell zu entscheiden, ob die äusseren Bedingungen zur Perception geotropischer Reizung mit jenen Factoren zusammenfallen, deren Mitwirkung zur Ausführung der Reizreaction nothwendig ist, oder ob ein Unterschied dieser beiden Complexe äusserer Einflüsse irgendwie zu constatiren ist. Natürlich sind hierbei von vornherein jene Fälle ausgeschlossen, wobei die geotropisch gereizten, normal wachsenden Versuchsobjecte einfach durch räumliche Behinderung ohne Störung des Längenwachsthums von der Ausführung der Reaction abgehalten werden.

Wenn es gelingt, ein geotropisch reizbares Organ unter Verhältnisse zu bringen, wo es keine geotropische Reaction ausführt, dagegen aber ohne neuerliche Induction sich geotropisch krümmt, sobald die ersteren Versuchsbedingungen aufhören, so ist es klar, dass das betreffende Organ unter ersteren Verhältnissen wohl den Reiz percipirt hat, dagegen nicht in der Lage war, der Perception die Reaction folgen zu lassen. Man hätte in einem derartigen Falle gefunden, dass jene Bedingungen, welche wohl Reizperception zulassen, nicht hinreichen, um auch die Ausführung der geotropischen Action zu gestatten. Hätten wir andererseits aber in einem Versuche gesehen, dass unter bestimmten Bedingungen geotropische Induction keinen Reizerfolg sichtbar macht und dass nach Aufhebung der betreffenden Bedingungen ebenfalls keine Krümmung des untersuchten Organs eintritt, so ist die Deutung des Ergebnisses keineswegs einfach. Der Ausfall der Reaction kann darin begründet sein, dass überhaupt keine Perception des geotropischen Reizes erfolgte; doch ist es ebenso möglich, dass wohl Empfindung für den Reiz da war, dass aber ein anderweitiger Ausfall in der Kette des Reizvorganges gesetzt wurde, welcher durch die veranlasste

Unterbrechung die Auslösung einer sichtbaren Reizkrümmung nicht zuliess. Ob der Ausfall Reizperception oder ein folgendes Glied im Reizvorgang betraf, ist schwer zu entscheiden, oft nicht möglich sicher zu stellen. Doch lassen sich, wie wir sehen werden, hier und da einige Anhaltspunkte gewinnen, die ein kleines Streiflicht auf die Art der Störung werfen.

Der experimentelle Eingriff, den man in der eben dargelegten Absicht unternimmt, muss so beschaffen sein, dass er temporär Versuchsbedingungen erzeugt, die sich beliebig beseitigen lassen, ohne an dem Untersuchungsobject schwere dauernde Schädigung zu hinterlassen. Nach Aufhebung des gesetzten äusseren Einflusses soll das Versuchsobject rasch wieder in seinen normalen Zustand zurückkehren.

Den natürlichen Ausgangspunkt bilden Versuche, durch die eine Beeinflussung der Reactionsfähigkeit bewirkt wird, und welche zeigen sollen, ob die Reizperception durch dieselben Bedingungen aufgehoben wird, oder ob sie durch dieselben nicht beeinträchtigt wird. Eine geotropische Reaction findet aber nur dann statt, wenn das Organ wächst. Sachs[1]) drückt dieses Verhältniss in dem Satze aus: „Theile eines Sprosses, welche aufgehört haben in die Länge zu wachsen, und denen die Fähigkeit fehlt, bei veränderter Lage ein neues Wachsthum zu beginnen (eine Fähigkeit, welche z. B. die Grasknoten besitzen), krümmen sich nicht aufwärts, wenn sie horizontal oder schief gelegt werden". Vorhandensein von Längenwachsthum ist Bedingung zur geotropischen Reactionsfähigkeit[2]). Die Bedingungen der geotropischen Reactionsfähigkeit fallen mit den zum Längenwachsthum erforderlichen äusseren Factoren zusammen. Von diesen letzteren sind für unsere Zwecke wichtig der Einfluss der Temperatur, des Vorhandenseins von freiem Sauerstoff und des Wegfalls mechanischer Hemmung. Diese Bedingungen sind für die geotropische Reactionsfähigkeit von hervorragender Bedeutung und eignen sich gut zum experimentellen Gebrauche.

---

1) Sachs, Ueber Wachsthum und Geotropismus aufrechter Stengel. Flora 1874, No. 21 und Gesamm. Abhandl. Bd. II, p. 963.

2) Natürlich ist hierbei der Geotropismus der nicht wachsenden Blattgelenke (z. B. Phaseolus) ausgenommen.

I. Temperatur.

Versuchsobjecte waren Keimwurzeln von Faba und Lupinus, und das Hypokotyl von Helianthus annuus. Ich überzeugte mich, dass diese genannten Objecte bei 0° bis + 2° C. kein messbares Längenwachsthum zeigten [1]).

Niedrigere Temperaturen als 0° konnten somit vermieden werden. Die Experimente hatten festzustellen, ob nach verschieden lange Zeit andauernder geotropischer Induction bei der genannten Temperatur geotropische Nachwirkung zu erzielen sei, sobald man die Pflanzen wieder in normale Vegetationsverhältnisse zurückversetzt. Der Eintritt von geotropischer Krümmung während der bei niederer Temperatur vorgenommenen Induction war durch Aufhebung des Längenwachsthums sicher ausgeschaltet. Eine nach Wiederherstellung höherer Temperatur etwa erfolgende geotropische Nachwirkung zeigt somit an, dass die Kältewirkung wohl die Reaction verhindert hatte, nicht aber die Reizperception. Weitere Versuchsreihen betrafen die Bestimmung jener Zeit, binnen welcher erkältete Objecte ihre geotropische Nachwirkung ausklingen lassen, im Vergleich zu normalen Versuchspflanzen.

Versuch 1. Zehn Lupinenwurzeln, 3 cm lang, wurden auf feucht gehaltener Unterlage horizontal befestigt in einen Raum von + 1° C. Temperatur gebracht. Nach 3½ Stunden (das Thermometer wies + 0,5° C.) wurden sie abgenommen und auf dem Klinostaten bei + 10,6° C. in Rotation um die horizontale Achse unterhalten. Nach 5 Stunden waren sämmtliche zehn Wurzeln gerade geblieben, während zehn Controlexemplare 20—50° geotropische Nachwirkung aufwiesen.

Versuch 2. Elf Lupinenwurzeln wurden in derselben Weise 12 Stunden hindurch bei + 1° C. geotropisch inducirt. Nach vierstündiger Rotation am Klinostaten bei + 19° C. Temperatur blieben sämmtliche Wurzeln gerade.

---

1) Nach Köppen, Wärme und Pflanzenwachsthum, 1870, p. 43 (cit. bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II, p. 127), zeigen Keimwurzeln von Lupinus albus erst bei + 7,5° C. Beginn des Längenwachsthums.

Versuch 3. Zehn Lupinenwurzeln wurden bei + 2 ° C. 24 Stunden lang geotropisch inducirt. Nach fünfstündiger Rotation am Klinostaten (Temperatur + 19 ° C.) waren alle geotropisch gekrümmt: eine um 90 °, die anderen 35—50 °. Der Totalzuwachs während der Rotationszeit war durchschnittlich 4 mm.

Versuch 4. Fünf Helianthuskeimlinge wurden bei + 2 ° C. 18 Stunden lang geotropisch inducirt. Nach vierstündiger Rotation am Klinostaten (Temperatur + 19 ° C.) wiesen sie sämmtlich eine ganz schwache geotropische Krümmung des Hypokotyls auf, die in weiteren 4 Stunden an Stärke nicht mehr zunahm.

Versuch 5. Vier Partien zu je zehn Wurzeln von Lupinus wurden bei + 20 ° C. 4 Stunden lang in horizontaler Lage, durch Glasröhrchen an Krümmung gehindert, geotropisch inducirt. Hierauf wurden sie sämmtlich in eine Temperatur von + 2 ° C. gebracht. Partie I nach 6 Stunden auf den Klinostaten bei + 20 ° C. gebracht, zeigt geotropische Nachwirkung. Partie II nach 12 Stunden, Partie III und IV nach 18 und 24 Stunden auf den Klinostaten gebracht, zeigen keine Nachwirkung.

Versuch 6. Zwei Partien von je zehn Lupinuskeimwurzeln wurden, durch Glasröhrchen an der Krümmung gehindert, durch 5 Stunden hindurch in Horizontallage geotropisch inducirt (Temderatur + 19 °). Hierauf mit ihrer Fixation auf den Klinostaten gebracht. Bei Partie I wurden die Wurzeln nach Verlauf von 24 Stunden aus ihren Röhrchen befreit: nach mehreren Stunden war schwache geotropische Krümmung aufgetreten. Partie II blieb 48 Stunden hindurch an der Nachwirkung durch Fixation verhindert. Nach der Entfernung der Glasröhrchen trat keine geotropische Krümmung auf.

Die Versuche 3 und 4 zeigen, dass man auch bei einer Temperatur, bei der kein Längenwachsthum und keine geotropische Krümmung mehr ausführbar ist, die geotropische Empfindlichkeit nicht erloschen ist. Dass aber bezüglich der Perceptionsfähigkeit niedere Temperaturgrade Veränderungen setzen, lehren die ersten beiden Versuche. Während bei einer Temperatur von circa 17—20 ° C. ein bis zwei Stunden genügen, um an horizontal gelegten Wurzeln oder Stengeln geotropische Krümmung zu induciren, sind nach den angeführten Versuchen bei 0 ° bis + 2 ° C.

circa 18 Stunden Inductionszeit nothwendig, um eine merkliche Nachwirkung auszulösen. Man kann die Erscheinung dahin präcisiren, dass man von Schwächung der geotropischen Empfindlichkeit durch niedere Temperatur spricht. So kann man sagen, Temperaturen von 0° bis + 2° C. heben geotropische Empfindlichkeit nicht auf, schwächen sie dagegen in beträchtlichem Grade. Die geotropische Reactionsfähigkeit erscheint aber vollständig aufgehoben. Dieser Zustand erinnert an Narkoseerscheinungen, und mag als Kältestarre bezeichnet werden. Sehr merkwürdig ist das Ergebniss von Versuch 5, im Vergleich zu Versuch 6. Beide Versuche betreffen die Bestimmung des Zeitpunktes, wann ein inducirter geotropischer Reiz in dem untersuchten Organ ausklingt; einmal bei niederer Temperatur, das anderemal bei „normaler günstiger Temperatur" (etwa 15—20° C.). Versuch 6 ergab, dass unter mittleren, günstigen Vegetationsbedingungen, nach vorausgegangener mehrstündiger geotropischer Reizung, die Fähigkeit der Wurzeln mit Krümmung zu reagiren, etwa nach 48 Stunden verloren gegangen ist. Es soll in einem später folgenden Abschnitt dieser Arbeit ausführlich von dergleichen Versuchen die Rede sein[1]). Hier mag der kurze Hinweis genügen, dass binnen der genannten Frist das einst geotropisch gereizte Organ vermöge der ihm innewohnenden Eigenrichtung stets in seine geradlinige Wachsthumsrichtung zurückgekehrt ist. Erkältete Organe nun verlieren, wie Versuch 5 lehrte, die Fähigkeit sich nach Herstellung günstiger Vegetationsbedingungen geotropisch zu krümmen, viel früher. Bereits 12stündige Kältewirkung hebt die Reactionsfähigkeit auf. Der Grund dieser Erscheinung kann weder in der besprochenen Schwächung der Reizempfindlichkeit, noch in der Störung der Reactionsfähigkeit zu suchen sein. Der Reiz wurde ja unter günstigen Vegetationsverhältnissen, also sicher normal percipirt; das Wachsthum, sowie die Reactionsfähigkeit (siehe Versuch 3) treten völlig normal nach Aufhören der Kälteeinwirkung wieder ein. Es ist wahrscheinlich, dass die Kältewirkung, sowie sie eine Schwächung der Reizempfindlichkeit erzeugt, auch andere, uns noch nicht bekannte Glieder des Reizvorganges schädigt, welche zwischen der Perception

1) Siehe das Capitel „Geotropismus und Eigenrichtung".

und den ausgelösten sichtbaren Wachsthumsvorgängen liegen. Mit der Aufhebung des Längenwachsthums durch die Kälte kann die besprochene Erscheinung nicht zusammenhängen; wir werden noch sehen, dass sich eingegypste Wurzeln, die gleichfalls nicht wachsen, bezüglich der Zeitdauer des Abklingens geotropischer Reizung genau so verhalten, wie normal wachsende Organe.

II. Sauerstoffentziehung.

Das Längenwachsthum aller daraufhin untersuchten Pflanzen (mit Ausnahme gewisser niederer chlorophyllfreier Organismen) findet bekanntlich nicht statt, wenn dieselben in sauerstofffreiem Raume sich befinden [1]). Es ist daraus zu schliessen, dass auch keine geotropische Reaction bei Sauerstoffabschluss eintreten kann. Dies hat auch Wortmann [2]) experimentell nachgewiesen. Wir müssen uns nun fragen, inwiefern die Reizperception durch Sauerstoffentziehung beeinflusst wird.

Das Verhalten geotropisch reizbarer Pflanzenorgane in sauerstofffreier Atmosphäre wurde in neuerer Zeit von Gr. Kraus [3]), Wortmann [2]) und Correns [4]) untersucht. Der erstgenannte Autor giebt an, geotropisch reizbare Organe verlieren bei kürzerem Verweilen in sauerstofffreier Atmosphäre ihre Reizbarkeit und verfallen in einen Starrezustand. In sauerstoffhaltige Luft zurückgebracht, werden sie erst nach und nach wieder reizbar. Wortmann liess Sprosse horizontal liegen, bis eben geotropische Krümmung begann. Hierauf stellte er sie wieder senkrecht und brachte sie in ein Vacuum. In letzterem wuchsen sie nicht weiter und krümmten sich auch nicht. Nach Luftzutritt kehrte nur das Längenwachsthum zurück; eine Nachkrümmung erfolgte nicht. Nach Wortmann genügt bereits ein Verweilen der

---

1) Wieler, Die Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs. Untersuch. a. d. bot. Inst. z. Tübingen Bd. 1, p. 189.

2) Wortmann, Geotropische Nachwirkungserscheinungen. Bot. Ztg. 1884, No. 45.

3) G. Kraus in Abh. d. Naturf. Gesellsch. zu Halle, 1884, Bd. 16, p. 141.

4) Correns, Ueber die Abhängigkeit der Reizerscheinung höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs. Flora 1892, p. 131.

Versuchsobjecte von zehn Minuten Dauer in reinem Wasserstoffgas, um eine geotropische Nachwirkung gänzlich zu verhindern. Sprosse, welche im Wasserstoffraum stundenlang geotropisch inducirt worden waren, zeigten in die Luft zurückgebracht wohl Wiederaufnahme des Längenwachsthums, wiesen aber keine Nachwirkung auf.

Correns bestätigt die von Wortmann erzielten Versuchsergebnisse. Er sah, dass im sauerstofffreien Raum die geotropische Krümmung so lange noch ausgeführt werden kann, als überhaupt noch Längenwachsthum stattfindet. Je stärker das letztere, desto intensiver ist die geotropische Reaction. Eine im Vacuum bereits aufgetretene, wenn auch noch so geringe Reaction, wird weitergeführt, wenn die Pflanze an die Luft zurückgebracht wird. War im Vacuum aber bereits Wachsthumsstillstand eingetreten, und die geotropische Krümmung ausgeblieben, so trat auch später an der Luft keine Nachwirkung mehr auf. Correns bemerkt hierzu, dass daraus nicht direct zu schliessen sei, dass der Reiz im Vacuum bei Wachsthumsstillstand nicht percipirt werde, sondern das Ausbleiben der Nachwirkung könne auch auf „Nichtzustandekommen der Disposition zur Krümmung“ beruhen. Bezüglich der Zeitdauer, welche zur Vernichtung geotropischer Nachwirkung mittels Sauerstoffentzug nothwendig ist, lauten die Angaben bei Correns abweichend von denen Wortmann's. Es sind nicht bloss zehn Minuten, sondern mehrere Stunden erforderlich, um eine inducirte Reaction zu vernichten. Sie wird erst vollständig vernichtet, sobald der Sauerstoffentzug ernstere Schädigung der Pflanze im Gefolge hat. Versuche, die Correns mit Chloroformnarkose anstellte, lieferten ganz analoge Ergebnisse wie Versuche mit reinem Wasserstoff und sonstiger Sauerstoffentziehung.

Die Resultate sind, wie man sieht, und wie auch Correns geltend macht, keine unzweideutigen. Dass eine schon begonnene geotropische Action unterbrochen wird, wenn man die Versuchspflanze in ein Vacuum bringt und nach Wiederherstellung normaler Bedingungen wieder fortgesetzt wird, hängt nur mit der Unterbrechung und Wiederaufnahme des Längenwachsthums zusammen, und beweist die Abhängigkeit des Fortganges der geotropischen Reaction hiervon. Ueber die Reizvorgänge und deren Beeinflussung durch Sauerstoffentziehung sagt dieses Ergebniss natürlich nichts

weiter aus. Die Beobachtung, dass geotropische Induction im Vacuum (Wortmann und Correns inducirten bis sechs Stunden lang) keine geotropische Krümmung zur Folge hat, auch wenn die Versuchsobjecte wieder an die atmosphärische Luft zurückgebracht worden sind, ist aus mehreren Gründen nicht weiter analysirbar. Correns hebt selbst hervor, dass wohl der Fall möglich sei, dass Reizperception im Vacuum nicht stattfinde; doch sei es ebenso möglich, dass die Unterbrechung des Reizvorganges bei ungestörter Empfindlichkeit an einer anderen Stelle der Kette der Reizvorgänge liege; dass gewissermassen „die Disposition zur Krümmung nicht zu Stande komme“ (Correns). Damit sind aber die Möglichkeiten noch nicht erschöpft. Bei unseren Kälteversuchen fanden wir, dass durch geotropische Induction von derselben Zeitdauer, wie sie von Wortmann und Correns im luftleeren Raume angewandt wurde, ebenfalls keine Reaction auszulösen war. Wohl aber konnten wir eine Nachwirkung auftreten sehen, nachdem die geotropische Reizung relativ sehr lange Zeit (24 Stunden) hindurch fortgesetzt wurde. Dies war ein Beweis dafür, dass auch in der Kälte bei Ausschluss von Längenwachsthum geotropischer Reiz percipirt werden könne, wenn die Induction lange genug fortgesetzt wird. Es wäre ein Irrthum gewesen, wenn wir aus der Thatsache, dass sechsstündige Inductionsdauer erfolglos war, geschlossen hätten, dass erkältete Organe nicht zu percipiren vermögen, oder dass in ihnen „die Disposition zur Krümmung nicht zu Stande gekommen“ sei. Die Untersuchung, ob bei Sauerstoffentziehung und Chloroformnarkose nicht ein ähnliches Verhältniss obwaltet, ist noch nicht durchgeführt worden. Meine Versuche ergaben übereinstimmend mit jenen von Wortmann und Correns, dass selbst dreistündige Induction im Wasserstoff erfüllten Raum keine Nachwirkung nach sich zieht. Längerer Aufenthalt, als sechs Stunden, in noch so sorgfältig gereinigtem Wasserstoffgas schädigt aber, wie ich fand, die Versuchspflanzen dauernd. Die Wurzeln sterben, wenn sie wieder an die Luft gebracht worden sind, in Folge der vorausgegangenen Wirkung des Wasserstoffes binnen Tagesfrist ab. Es lässt sich auf diese Art nicht entscheiden, ob einfache Sauerstoffentziehung auf die Reizempfindlichkeit einwirkt. Kohlensäure und Chloroform wirken bekanntlich noch viel schäd-

licher als Wasserstoff. Auch Versuche, die ich mittels geotropischer Induction in durch Auskochen möglichst sauerstofffrei gemachtem Wasser anstellte, führten zu keinem Resultat, weil die Wurzeln nach 24stündigem Aufenthalt in diesem Medium an die Luft zurückgebracht bald abstarben. Die bisher verwendeten Methoden der Sauerstoffentziehung sind daher alle dazu ungeeignet, um die Frage über Beeinflussung der Reizempfindlichkeit durch Sauerstoffmangel zu entscheiden. Es tritt immer dauernde Schädigung der Versuchsobjecte ein.

Ich konnte es jedoch auf einem anderen Wege erreichen, Versuchspflanzen 24 Stunden lang im sauerstofffreien Raume zu erhalten, ohne sie soweit zu schädigen, dass sie abstarben. Die Untersuchungen, welche Chudjakow[1]) über intramoleculare Athmung im Leipziger Institute durchführte, zeigten, dass Keimwurzeln im sauerstofffreien Raume um so früher zu Grunde gingen, je höher die Temperatur war, in welcher sie sich befanden. In diesen Untersuchungen wurden niedere Temperaturgrade in ihrem Einfluss auf das Absterben nicht speciell berücksichtigt. Die Resultate aber, welche eine Beschleunigung des Absterbens mit zunehmender Temperaturhöhe sicherstellten, forderten dazu auf, andererseits zu untersuchen, ob es nicht niedere Temperaturen gäbe, welche auf im Vacuum befindliche Keimpflanzen erst in sehr langer Zeit tödtlich wirken. Ich fand auch in den daraufhin angestellten Versuchen, dass Lupinenwurzeln bei einer Temperatur von 0° bis + 1° C. 24 Stunden im sauerstofffreien Raume gehalten werden können, ohne eine merkliche Schädigung davonzutragen. Denn nach 24 Stunden in Zimmertemperatur und an die Luft zurückversetzt, nehmen die Wurzeln ihr Wachsthum wieder auf und zeigen normales Verhalten. Dieses Ergebniss liess sich dazu benutzen, um zu untersuchen, ob auch im sauerstofffreien Raume geotropische Induction möglich sei. Ich legte Lupinenwurzeln im sauerstofffreien Raume bei 0° 24 Stunden horizontal und fand, dass sich stets bei Wiederherstellung normaler Vegetationsbedingungen eine geotropische Nachwirkung erzielen liess.

Im Einzelnen war die Versuchsanordnung folgende. Die mit

1) Mittlerweile publicirt in Landwirthschaftl. Jahrbücher, 1894, Bd. 23, p. 333.

Tuschemarken versehenen Keimwurzeln kamen in einen kleinen gläsernen Recipienten in dampfgesättigten Raum und wurden zunächst senkrecht gestellt. Der Recipient stand einerseits in Verbindung mit einer Wasserstrahlluftpumpe, andererseits mit einem Wasserstoffapparat sammt Manometer. Es wurde nun abwechselnd bis auf 1 mm Quecksilber Luftdruck der Recipient ausgepumpt und wieder Wasserstoff eingeleitet. Dies wurde 6—8 mal wiederholt und zuletzt bis auf 1 mm Luftdruck evacuirt. So konnten in dem Recipienten zuletzt nur mehr geringe Spuren Sauerstoff enthalten sein. Um auch diese möglichst zu eliminiren, war in der Mehrzahl der Versuche der Boden des Recipienten mit einer Schicht Bierhefe, behufs Absorption des letzten Restes Sauerstoff, bedeckt worden. Der abgeschlossene ausgepumpte Recipient wurde nun von dem übrigen Apparate losgelöst und in ein Gefäss mit klein gestossenem Eis horizontal gelegt. Es wurde dafür gesorgt, dass die Temperatur des Recipienten durch 24 Stunden hindurch zwischen 0° und + 2° C. verblieb. Nach Ablauf dieser Zeit wurde der Recipient geöffnet, die Wurzeln herausgenommen und auf den Klinostaten gebracht. Längenwachsthum war bis zu dieser Zeit, wie zu erwarten, niemals zu constatiren. Nach weiteren 4—6 Stunden war die geotropische Nachwirkung bereits aufgetreten.

Es ist somit bei den verwendeten Keimwurzeln im sauerstofffreien Raume geotropische Induction möglich, sofern man dafür sorgt, dass keine dauernde Schädigung der Versuchsobjecte erfolgt. Vielleicht wäre, ausser der Anwendung von Kälte, dies auch noch möglich dadurch zu erzielen, dass man in kürzeren Zwischenpausen (etwa 2 Stunden) eine kurze Zeit (5 Minuten) den im Vacuum befindlichen Wurzeln Sauerstoff darreicht und so keine ununterbrochene Sauerstoffentziehung bewirkt. Diesbezügliche weitere Versuche wurden nicht angestellt.

Wenn auch in den angeführten Versuchen eine Aehnlichkeit der Kältewirkung mit der Vacuumstarre bezüglich ihres Einflusses auf die geotropische Reizbarkeit unleugbar hervortritt, so mag es doch Fälle geben, die zu anderen Resultaten führen, schon aus dem Grunde, weil erfahrungsgemäss nicht alle geotropisch reizbaren Pflanzentheile gegen Sauerstoffmangel gleichmässig empfindlich sind.

Sicherlich ist aber auch im Vacuum die geotropische Empfindlichkeit in den untersuchten Fällen nicht erloschen, sondern nur herabgesetzt, so dass eine genügend lange fortgesetzte geotropische Reizung auch im sauerstofffreien Raume von Keimwurzeln percipirt werden kann.

III. Mechanische Hemmung.

Die mechanische Wachsthumshemmung und damit die Hemmung der geotropischen Krümmung wurde mittels der von Pfeffer[1]) angegebenen Eingypsungsmethode erzielt. Die Details der Ausführung des Eingypsens will ich hier nicht weiter erörtern und verweise auf Pfeffer's ausführliche technische Angaben an dem angeführten Orte. Durch das Eingypsen wird, wie Pfeffer nachgewiesen hat, das Längenwachsthum der betreffenden Pflanzentheile vollständig verhindert. Die Objecte werden aber dadurch nicht anderweitig geschädigt. Entfernt man den Gypsmantel, so wachsen die Pflanzen weiter, ohne dass nachtheilige Nachwirkungen beobachtet werden. Selbst 25—28 Tage hindurch eingegypst gehaltene Fabawurzeln erhalten sich vollkommen frisch und lebensfähig, und beginnen nach ihrer Befreiung aus der Gypshülle von Neuem zu wachsen. Allerdings äussert sich nach lange dauerndem Eingegypstsein als Nachwirkung eine Verkürzung der wachsenden Region der Wurzelspitze innerhalb der ersten Zeit. Die normal 10 mm lange Zuwachszone von Faba war nach 2—3-tägigem Eingypsen auf 5—6 mm, nach 25 Tagen auf 3 mm reducirt. Doch stellt sich schon binnen 48 Stunden die normale Länge der Wachsthumszone wieder her. Da man also ohne nachtheilige Folgen erwarten zu müssen durch die Eingypsungsmethode Hemmung des Längenwachsthums und der geotropischen Krümmung erreicht, so eignet sich diese Art der Untersuchung dazu, um die Abhängigkeit der Reizempfindlichkeit von der Möglichkeit zu reagiren gesondert zu prüfen. Wir gewinnen dadurch einen nicht uninteressanten Vergleich mit den Erscheinungen der Kälte- und Vacuumstarre.

---

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Sep. a. d. XX. Bd. der Abh. d. k. sächs. Ges. d. Wissensch., Leipzig 1893.

Versuch 1. Vier Lupinenwurzeln wurden eingegypst und in feuchtem Raume horizontal gelegt. Nach 16 Stunden wurden von allen die Gypshüllen entfernt, und die vollkommen geraden Wurzeln auf dem Klinostaten fünf Stunden lang langsam rotirt. Nach dieser Zeit wiesen sämmtliche Wurzeln geotropische Nachwirkung von 30—60° auf.

Versuch 2. Drei Helianthus-Keimpflanzen wurden bis an die Ursprungsstelle der Kotyledonen hinauf eingegypst und horizontal gelegt. Nach sechs Stunden wurden die Pflänzchen befreit und auf den Klinostaten gebracht. Nach zwölf Stunden waren alle drei geotropisch gekrümmt (30—50°).

Versuch 3. Zehn Faba-Keimwurzeln eingegypst und 48 Stunden lang horizontal gelegt. Nach dem Ausgypsen werden die Versuchspflanzen auf den Klinostaten gebracht und zeigen nach sechs Stunden schwache Nachwirkung.

Versuch 4. Zehn Fabawurzeln werden eingegypst 72 Stunden hindurch horizontal gelegt. Die befreiten und auf dem Klinostaten rotirten Wurzeln krümmen sich nicht mehr.

Versuch 5. Drei Partien zu je zehn Wurzeln von Faba wurden durch mehrstündiges Horizontallegen geotropisch inducirt, während sie hierbei durch übergeschobene Glasröhrchen an der sofortigen Krümmung gehindert wurden. Nach vier Stunden wurden sie sämmtlich eingegypst und auf den Klinostaten gebracht. Partie I wurde nach 12 Stunden, Partie II nach 24 Stunden, Partie III erst nach 48 Stunden aus der Gypshülle befreit. Nachwirkung zeigten bloss I und II. Partie III blieb gerade.

Nach diesen Versuchen percipiren bis 48 Stunden lang eingegypste Wurzeln den geotropischen Reiz und führen nach ihrer Befreiung die inducirte Krümmung aus.

Dies ist in mehrfacher Hinsicht wichtig. Wir lernen daraus, dass die Reizperception thatsächlich vom Längenwachsthum und von der Möglichkeit die Action auszuführen unabhängig ist. Die Wurzel empfindet den geotropischen Reiz, ohne die dazu gehörige Reaction vollziehen zu können. Zu einem ähnlichen Ergebniss gelangten wir auch bereits durch die Versuche mit Kälte- und

Vacuumstarre, wo wir ebenfalls sahen, dass sicher Perception, wenn auch die Empfindlichkeit geschwächt ist, unter Umständen da ist, unter denen Reaction nicht eintritt. Doch wird die Reizempfindlichkeit durch Kälte und Sauerstoffmangel nicht intact gelassen, sie wird herabgesetzt. Die Eingypsungsmethode aber ist ein Mittel, um die Reactionsfähigkeit zu verhindern, während die Empfindlichkeit intact gelassen wird. Versuch 4 zeigte, dass drei Tage hindurch eingegypst gehaltene Fabawurzeln geotropische Nachwirkung nicht mehr zeigen[1]). Für sich allein genommen lässt dieses Ergebniss in Zweifel, ob derartig behandelte Wurzeln den Reiz nicht percipirt haben, oder ob ihnen durch eine andere Störung die Fähigkeit, die Reaction auszuführen, benommen wurde. Im Vergleiche zu den anderen Versuchen, die uns zeigen, dass eingegypste Wurzeln geotropischen Reiz trotz Aufhebung des Wachsthums normal percipiren, ist es wahrscheinlich, dass auch drei Tage lang eingegypste Wurzeln geotropisch empfindlich sind, und dass die Aufhebung der geotropischen Reactionsfähigkeit anderweitig begründet werden muss. Das ausreichende Wachsthum, die Krümmung auszuführen, ist auch vorhanden. Es ist also zu vermuthen, dass die Läsion des Reizvorganges Vorgänge betrifft, die nicht mit Wachsthumsvorgängen verbunden sind. Welcher Art dieselben sind, entzieht sich einstweilen unserer Beurtheilung.

Die geotropische Reizempfindlichkeit hängt demnach von ganz anderen Umständen ab und wird von verschiedenen äusseren Eingriffen ganz anders afficirt, als die geotropische Reaction selbst. Gewisse Bedingungen, welche das Eintreten geotropischer Krümmung sicher ausschliessen (Kälte, Sauerstoffmangel, mechanische Hemmung), heben die Fähigkeit, den Reiz zu percipiren, nur unvollständig oder gar nicht auf. Wir sahen unter den genannten Bedingungen bloss Herabsetzung, ja bei mechanischer Hemmung durch Eingypsen keine Veränderung der Reizempfindlichkeit eintreten. Die Herabsetzung der geotropischen Empfindlichkeit geht wohl mit der Herabsetzung der sonstigen Lebensthätigkeit der Pflanze parallel. Die geotropische Reaction dagegen

---

1) Vergl. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, 1893, p. 416.

lässt sich, wie die Eingypsungsversuche bewiesen, aufheben, ohne dass eine Herabsetzung der übrigen Lebensprocesse der Pflanze im Spiele ist.

Die Fähigkeit, die geotropische Reaction auszuführen, steht aber mit dem Vorhandensein des Längenwachsthum in enger Beziehung. Wie schon erwähnt, hat dies bereits Wortmann durch Vacuumversuche experimentell bewiesen. Unsere Versuche zeigten sämmtlich das gleiche Ergebniss. Wo Längenwachsthum ausgeschlossen ist, sei es durch Kälte, Sauerstoffmangel oder mechanische Hemmung, findet auch keine geotropische Krümmung statt.

Diese Thatsachen widersprechen der Kohl'schen Annahme[1]), dass die geotropische Reizkrümmung keine Wachsthumserscheinung, sondern eine Turgorkrümmung sei. Wenn dem so wäre, so müsste eine horizontal gelegte eingegypste Wurzel, sobald man sie aus ihrer Hülle löst, sofort, ohne dass ein Längenwachsthum zu erfolgen brauchte, die geotropische Krümmung ausführen. Ebenso müsste eine im kalten Raum inducirte Wurzel, ehe oder ohne dass Längenwachsthum eintritt, geotropisch reagiren. Man sieht aber stets die geotropische Krümmung erst dann auftreten, wenn ein deutliches Längenwachsthum des Organs nachzuweisen ist. Ausführung der geotropischen Krümmung und Längenwachsthum sind nach den bisherigen Erfahrungen an die gleichen Bedingungen unzertrennlich gebunden. Die geotropische Reizempfindlichkeit aber, sowie auch die nächstfolgenden Reizvorgänge sind von anderen Bedingungen abhängig als die sichtbar geotropische Reizaction.

Die Zeitdauer des Abklingens einer inducirten geotropischen Reizbewegung ist für eingegypste, an ihrem Längenwachsthum gehinderte Organe die gleiche wie an normal wachsenden. Das Eingypsen hat also hierin ebensowenig Einfluss, wie auf die geotropische Reizempfindlichkeit. Kältewirkung aber setzt sowohl die Zeitdauer des Abklingens des Reizes, als auch die Empfindlichkeit herab. Sauerstoffentziehung dürfte ähnliche Wirkungen äussern. Es ist der Schluss erlaubt, dass die Zeit, binnen welcher der Reizvorgang ausklingt, bei normalen Vegetationsbedingungen dieselbe ist, ob das Organ nun wächst oder nicht

1) Kohl, Mechanik der Reizkrümmung, 1894, p. 4.

wächst, ob die Krümmung wirklich ausgeführt wird oder nicht. Es soll noch ausführlich dargelegt werden, dass sich in derselben Zeit die bereits ausgeführte Krümmung durch Geradestreckung des Organs wieder ausgleicht. Wird aber durch Temperaturherabsetzung oder Sauerstoffmangel die Lebensthätigkeit des Organs beeinträchtigt, so finden wir ausser Herabsetzung der geotropischen Empfindlichkeit auch Abkürzung der Zeitdauer, binnen welcher ein bereits inducirter geotropischer Reizvorgang noch zur Ausführung gelangen kann. Welcher Art die gesetzte Läsion ist, können wir zur Zeit noch nicht bestimmen.

Dritter Abschnitt.
Grösse und Verlauf der geotropischen Reizreaction.

I. Unter welchem Neigungswinkel findet die maximale geotropische Reaction statt?

A. Orthotrope Organe.

Wenn man eine Keimwurzel oder einen orthotropen Stengel aus der normalen vertical abwärts, beziehungsweise aufwärts gerichteten Lage herausbringt, und ihm auf diese Weise einen bestimmten Neigungswinkel gegen die Verticale ertheilt, so krümmt sich bekanntlich das Organ vermöge seiner geotropischen Eigenschaften und stellt sich mit seinem fortwachsenden Ende wiederum in seine frühere Lage ein. Die geotropische Reizreaction, welche dies bewirkt, darf a priori als um so grösser angesehen werden, je grösser der Neigungswinkel war, aus welchem das Organ in die Normalstellung zurückgekehrt ist. Wenn wir einmal eine Keimwurzel bloss um 10° aus ihrer Gleichgewichtslage herausdrehen, das andere Mal aber um 90°, so ist es klar, dass zu der zweiten Krümmung eine grössere geotropische Reaction erforderlich ist als zu der ersten. Bereits Sachs[1]) erwähnt die

1) Sachs, Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg, Bd. II, p 239 und Gesammelte Abhandl., p. 1017.

Thatsache, „dass Hauptwurzeln der Keimpflanzen von Bohnen, Eicheln u. dgl., wenn man ihnen eine Neigung von 8—10° gegen die Verticale giebt, nur äusserst langsam oder selbst niemals ihre Spitze senkrecht stellen, während sie horizontal gelegt, ihre Spitze binnen wenigen Stunden um 80—90° abwärts krümmen". Als eine Folgerung ergiebt sich hieraus, dass die Energie der geotropischen Krümmung einer horizontal gelegten Wurzel im Verlaufe der Reaction successive abnehmen muss, je mehr sich die Spitze des Organs wieder ihrer normalen Gleichgewichtslage nähert. Sachs hat diesem Verhältniss bereits früher[1]) in dem Satze Ausdruck gegeben: „Querzonen von gleicher Entwickelungsphase erfahren verschiedene Krümmungen während derselben Zeit, wenn sie mit der Verticalen verschiedene Winkel bilden, und zwar so, dass die Krümmung um so stärker ausfällt, je mehr sich dieser Winkel, den ich allgemein den Ablenkungswinkel nennen will, einem rechten nähert. Ist also der Ablenkungswinkel ein rechter, so tritt das Maximum der Wachsthumsdifferenz der Ober- und Unterseite, also die stärkste Krümmung ein."

Wenn auch eine Beziehung zwischen Neigungswinkelgrösse und Reizreaction in der Art besteht, dass eine Grössenzunahme des Neigungswinkels eine Grössenzunahme der geotropischen Action bedingt, so ist es doch, wie bereits Sachs betont, sehr fraglich, ob diese Beziehung eine einfache Proportionalität darstellt.

Wie gestalten sich ferner die Grössenbeziehungen zwischen Neigungswinkel und Reizreaction, wenn der Winkel 90° bis 180° beträgt? Ist in diesen Lagen mit der Zunahme des Neigungswinkels eine Zu- oder eine Abnahme der Grösse der geotropischen Action verbunden? Die Beobachtung lehrt, dass Wurzeln, die man unter solchen Winkeln mit der Spitze schief aufwärts stellt, sich gleichfalls energisch mit ihrer Spitze vertical abwärts krümmen. Während der Ausführung dieser Reizbewegung kommt nun die Wurzelspitze nach und nach unter alle möglichen Neigungswinkel, welche zwischen der ertheilten Ablenkungslage

1) Sachs, Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten d. bot. Inst. zu Würzburg, I, p. 454 und Gesammelte Abh., II, p. 844.

und der normalen verticalen Gleichgewichtslage liegen. Es ist die Frage: Nimmt die Intensität der Action bei schief aufwärts gerichteten Wurzeln auf dem Wege zur Horizontallage zu, um daselbst ein Maximum zu erreichen und sodann allmählich bis auf Null zu sinken, während die Wurzelspitze die Stellungen zwischen der Horizontalen und der Gleichgewichtslage durchläuft; oder ist die Intensität der Reizaction in jedem Winkel der oberen Quadranten grösser als in der Horizontalstellung, so dass die Energie der Reizaction mit abnehmendem Neigungswinkel gleichfalls an Grösse abnimmt?

Sachs stellt sich die Beziehung zwischen Grösse des Ablenkungswinkels und Grösse der geotropischen Reaction so vor, dass er annimmt, es könne nur jene Componente der Schwerkraft als wirksam gedacht werden, welche senkrecht zur Richtung der Längsachse des Organs ihre Angriffslinie hat. Die Grösse dieser Componente ist aber dem Sinus des Ablenkungswinkels direct proportional. Die angreifende Componente muss folglich am grössten sein, wenn der Ablenkungswinkel ein rechter ist, oder die Wurzel horizontal gelegt wird. Sachs betrachtet daher die Horizontallage und nicht die schief aufwärts gerichteten Lagen geotropischer, orthotroper Organe als die optimale. Dies Maximum der geotropischen Reaction wird durch Ablenkung des Organs in die horizontale Lage ausgelöst. Ein Versuch, diese Frage nochmals experimentell zu behandeln ist seit Sachs, soviel ich weiss, nur von Fr. Darwin und Miss Anna Bateson[1]) unternommen worden. Die genannten Autoren gingen von der Sachs'schen Vorstellung aus, dass die Horizontallage orthotroper Organe das Optimum sei zum Zustandekommen der geotropischen Krümmung und folgerten weiter: Wenn sich z. B. ein negativ geotropischer Spross aus der horizontalen Lage aufwärts krümmt, so wird der Antrieb zur Krümmung immer kleiner, je weiter sich die Lage des Organs von der Horizontalen entfernt. Umgekehrt wird der Antrieb zur Krümmung immer grösser, wenn sich der Spross aus einer unterhalb der Horizontalen befindlichen Lage allmählich nach der Horizontalen zu krümmt. Es unter-

1) A. Bateson and Fr. Darwin, On a method of studying Geotropism. Annals of Botany, T. II (1888), p. 65.

liegt in beiden Fällen der geotropische Reiz demnach Veränderungen. Die Versuche mussten also so angeordnet werden, dass dieser Umstand vermieden wurde. Dies geschah folgendermassen. Die Untersuchungsobjecte (Blüthenschäfte von Plantago und Brassica) wurden ohne Verletzung an Brettchen fixirt und letztere für zwei Stunden unter verschiedenen Winkeln (30° und 60° über und unter der Horizontalen und horizontal) in feuchtem Sande, im Dunkeln, aufgestellt. Die Sprosse wurden hierauf losgebunden und in Seitenlage eine Stunde lang unter Wasser gelegt; hierbei krümmten sie sich in Folge der geotropischen Nachwirkung. Die erhaltenen Winkel variirten sehr. Aus einer grösseren Zahl von Versuchen ziehen die Verfasser als Ergebniss, dass sich die Gröse des Krümmungswinkels aus der horizontalen Lage, gegenüber der Nachwirkung bei den anderen Lagen, percentarisch ausgedrückt verhalte wie 100 : 73. Sie schliessen daraus, dass die Horizontallage zur Erzielung eines möglichst grossen geotropischen Reizeffectes die optimale ist. Ein Unterschied bezüglich der Lagen ober- und unterhalb der Horizontalen konnte nicht constatirt werden.

Ich stellte mir eine nochmalige experimentelle Prüfung dieser Verhältnisse zur Aufgabe. Dabei war noch eine zweite, auch schon von Sachs aufgeworfene Frage in's Auge zu fassen; warum nämlich Wurzeln oder Sprosse in invers senkrechter Lage regelmässig geotropisch reagiren. Die Erfahrung lehrt uns, dass dem stets so geschieht. Die theoretische Ueberlegung dagegen muss geltend machen, dass in dieser Lage die Schwerkraft allseitig angreift, ebenso wie in der normalen verticalen Gleichgewichtslage. Das orthotrope Organ hätte theoretisch demnach keinen Grund, sich geotropisch zu krümmen.

Um die Intensität der geotropischen Action aus einer bestimmten Ablenkungslage zu beurtheilen, müssen wir nicht nur die Grösse der erzielbaren Nachwirkung in Betracht ziehen, sondern auch die Zeit, binnen welcher die durch die Ablenkungslage inducirte Krümmung beginnt. Auf letzteren Punkt war in den bisherigen Untersuchungen nicht ausführliche Rücksicht genommen worden.

Grösse der Nachwirkung. — Die diesbezüglichen Versuche hatten zu beantworten: Durch welchen gegebenen Neigungs-

winkel vermag man bei gleichlanger Inductionsdauer den grössten Winkel der geotropischen Nachwirkung zu erzielen, welcher dann als maximale Reaction zu betrachten ist? Ist thatsächlich dieses Maximum der Horizontallage zugehörig, oder giebt es andere Ablenkungsstellungen, welche eine grössere geotropische Nachwirkung auslösen?

Die Versuche wurden mit zahlreichen Individuen verschiedener Pflanzenspecies vorgenommen, um individuelle und specifische Differenzen möglichst auszuschalten. Es kamen Keimwurzeln von Lupinus, Faba, Phaseolus, Pisum, Zea, das Hypokotyl von Helianthus, sowie die ausgewachsenen Halmknoten von Secale zur Untersuchung. Die geotropische Induction der Keimwurzeln unter verschiedenem Neigungswinkel geschah so, dass die an einer Korkscheibe radiär angebrachten Versuchsobjecte durch Umhüllung mit dünnwandigen Glasröhrchen von entsprechendem nicht zu weitem Lumen, oder durch Anbinden auf feucht erhaltener Unterlage fixirt, und so an der sofortigen Ausführung einer geotropischen Krümmung gehindert wurden. Die Keimpflanzen von Helianthus waren in geeignete kleine Glasgefässe (kurze, weite Eprouvetten) verpflanzt, und an Glas- oder Holzstäbchen sorgfältig festgebunden. Zur radiären Aufstellung kann man auch die Keimpflanzen zwischen zwei Torfscheiben festklemmen, in die man vorher Rinnen zur Aufnahme der Wurzeln geschnitten hat, verwenden. Die Grasknoten werden, um möglichst gleiche Reactionsfähigkeit der Versuchsobjecte zu sichern, als äusserlich vollkommen gleiche Knoten aus derselben Halmhöhe ausgewählt. Die Inductionsdauer war verschieden lang. Es ergab sich, dass hierin kein Einfluss auf die Relation der Nachwirkungswerthe der verschiedenen Ablenkungslagen untereinander zu constatiren war. Wurzeln, Hypokotyle wurden 3—6 Stunden, Grasknoten 7 bis 8 Stunden lang inducirt. Sämmtliche Versuche fanden bei 17—19° C. Zimmertemperatur im dunklen feuchten Raume statt. Auch mit Phycomyces experimentirte ich, welcher auf mit Pflaumendecoct getränkten Holzwürfeln kultivirt worden war.

Bei den Wurzeln und Hypokotylen wurde die Messung der nach 24stündiger Rotation am Klinostaten erzielten Winkel sowohl an genauen Zeichnungen der gekrümmten Objecte, als auch an den Pflanzen selbst vorgenommen. Die Winkel an Grasknoten lassen sich auf letzterem Wege allein mit grosser Genauigkeit feststellen.

Die Resultate an Wurzeln und Keimstengeln kann man allgemein dahin ausdrücken, dass die Winkelgrösse der Nachwirkung von der normalen Verticallage an stetig zunimmt, und ihr Maximum etwa 45° oberhalb, beziehungsweise unterhalb der Horizontalen erreicht. Von da ab sinken die Werthe, doch höchstens so weit, dass auch dann noch ein höherer Werth als der für die Horizontallage vorhanden ist.

Ueber die an Grasknoten zu beobachtenden Abweichungen später. Die Zunahme der Grösse der Nachwirkung findet, wie zahlreiche Versuche ergaben, ebenfalls von der Normallage continuirlich durch alle Neigungswinkel hindurch, über die Horizontallage hinaus, bis zu einem Ablenkungswinkel von durchschnittlich 8—10° (bei siebenstündiger Inductionsdauer) statt, worauf die Werthe fortgesetzt fallen, bis für die Inverslage des Knotens der Nullpunkt der Nachwirkung wieder erreicht ist. Es sind demnach die aufsteigenden Theile der Kurven für Wurzeln und Grasknoten als ziemlich identisch zu betrachten. Der auf den Culminationspunkt folgende absteigende Kurvenschenkel dagegen zeigt in beiden Fällen erhebliche Verschiedenheiten. Die letzteren beruhen hauptsächlich auf dem Punkte, dass bei Wurzeln und Hypokotylen in invers senkrechter Lage (180° Ablenkung) geotropische Induction erfolgt, während Grasknoten in dieser Lage keinerlei Krümmung vornehmen, somit auch keine geotropische Nachwirkungserscheinungen aufweisen können. Die Betrachtung der zuletzt erwähnten Erscheinungen folgt am Schlusse der Discussion unserer Versuche.

Wie aus der Betrachtung der graphisch in Kurven (Taf. X, Fig. 4 u. 5) ausgedrückten Versuchsergebnisse hervorgeht, nimmt thatsächlich die geotropische Reaction, soweit wir deren Grösse aus der Winkelgrösse der Nachkrümmung beurtheilen dürfen, von der Gleichgewichtslage continuirlich zu, bis über die Horizontallage hinaus. Die horizontale Ablenkungslage ist somit nicht diejenige Neigung, in welcher die maximale Action erfolgt. Die Grössenwerthe der Reaction steigen vielmehr von da ab sehr beträchtlich, um erst bei einer von 120—160° variirenden Entfernung aus der Normallage, also 30—70° über der horizontalen, ihren Höhepunkt zu erreichen. Für diese Neigungswinkel ist daher die maximale geotropische Krümmungsaction in Anspruch zu

nehmen. Diese Thatsache ist von Bedeutung, indem sie bezüglich mancher über den Geotropismus aufgestellter Hypothesen einen wichtigen Gegengrund bildet. Ich erinnere an die von Ciesielski[1]) im Zusammenhang mit dessen Beobachtungen über die ungleiche Wasservertheilung an Concav- und Convexseite geotropisch gekrümmter Organen aufgestellten Ansichten. Später sprach auch Sachs[2]) die Vermuthung aus, „ob nicht vielleicht alle geotropischen Wirkungen zunächst dadurch veranlasst werden, dass das Protoplasma unter dem Einfluss der Schwere bestimmte Lagen in den Zellen annimmt, die dann das Längenwachsthum der Häute an der Unterseite beschleunigen oder verlangsamen". Bekanntlich hat diese Idee auch Wortmann[3]) zur Begründung seiner Hypothese über die Reizbewegungen mitverwendet. Ebenso sind mehrere Schlussfolgerungen Noll's[4]) auf die Anschauung aufgebaut, dass in der horizontalen Lage orthotroper Organe der Maximaleffect geotropischer Reizung erzielt werde. Mit dem experimentellen Nachweis aber, dass letztere Voraussetzung nicht richtig ist, dass vielmehr die höheren Ablenkungslagen eine grössere geotropische Action auslösen als die horizontale, werden zugleich die erwähnten Hypothesen, in ihrer einfachen Form wenigstens, in Zweifel gestellt.

Eine schwierige Aufgabe bildet die Darlegung der Verhältnisse, die in unseren Kurven in deren absteigenden Schenkel graphisch ausgedrückt sind. Wir sahen bei Keimwurzeln und Keimstengeln die Grössenwerthe der Nachwirkung vom Maximum (140—160° Ablenkungswinkel) an allmählich sinken, doch nur bis zu Winkeln, welche die Nachwirkung der horizontalen Lage noch immer, meist beträchtlich, an Grösse übertreffen. Die Grasknoten weisen dagegen innerhalb der gleichen Neigungswinkel eine continuirlich scharf abnehmende Nachwirkung auf, welche für die Inversstellung des Objectes den Werth Null erreicht. Wie ist diese auffallende Verschiedenheit des Verhaltens innerhalb der inversen Lage zu erklären?

Es ist eine Erfahrungsthatsache, dass Keimwurzeln, welche

1) Ciesielski, Cohn's Beiträge zur Biologie, Band I, Heft 2 (1872).
2) Sachs, Lehrbuch, IV. Auflage, p. 813.
3) Wortmann, Zur Kenntniss der Reizbewegungen. Bot. Ztg. 1887, p. 785.
4) Noll, Ueber heterogene Induction, Leipzig 1892, p. 17, 33.

man genau vertical, mit der Spitze aufwärts, mit der Basis nach unten gekehrt, aufgestellt hat, sich innerhalb weniger Stunden scharf um 180° geotropisch krümmen, so dass nunmehr die Wurzelspitze in normal senkrecht abwärts gerichteter Lage sich befindet. Wenn man dagegen Grasknoten so aufstellt, dass das obere Internodium nach abwärts gerichtet ist, und zwar genau vertical steht, so krümmt sich der Knoten nicht geotropisch, sondern bleibt gerade und in seiner invers senkrechten Lage. Die Ursache dieses Verhaltens werden wir alsbald kennen lernen.

Sachs[1]) war, wie schon erwähnt, der erste Forscher, welcher sich die Frage vorlegte, warum denn eigentlich umgekehrt aufgestellte Wurzeln eine geotropische Krümmung eingehen; die Schwerkraft greift ja doch in keiner anderen Weise an, als in der normalen Gleichgewichtslage. Hier wie dort stehen alle Punkte der Peripherie in gleicher Weise unter dem Einfluss der Erdschwere. Sachs meint auch, dass die Nutationen des Organs, wenn auch nicht das einzige, so doch das wichtigste Moment beim Zustandekommen der Reaction in der Inversstellung bilden. Durch sie wird die Wurzel in Lagen gebracht, in denen die Schwerkraft ihren richtenden Einfluss ausüben kann. Zur Erklärung des verschiedenen Verhaltens von Wurzeln und Grasknoten hat diese Ansicht schon das Eine für sich, dass die Grasknoten, welche nicht nutiren, thatsächlich der theoretischen Ueberlegung Recht geben, nach der sie in der Umkehrlage sich nicht geotropisch krümmen dürften[2]).

Es forderten diese Erwägungen zu einer Reihe specieller Versuche auf, welche wesentlich durch ihren Erfolg zur Stütze der Sachs'schen Annahme beizutragen vermögen. Dieselben zielten vorerst dahin, die Nutationen der Wurzeln überhaupt auszuschalten, und die am Nutiren verhinderten Pflanzen in der genau bestimmten Inversstellung geotropisch zu reizen. Sodann war zu untersuchen, ob hierbei geotropische Induction stattfindet oder nicht. Eine wirksame Fixation der Pflanzen, welche ein

1) Sachs, Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten d. bot. Institutes z. Würzburg, Bd. I, p. 459, 1874.

2) Noll (Heterogene Induction, p. 22) nimmt ebenfalls an, dass nur die Nutationen es sind, die in invers senkrecht gestellten orthotropen Organen die geotropische Krümmung vermitteln. Doch bringt Noll keine weiteren Beweise für diese Ansicht.

Nutiren gänzlich unmöglich macht, wird durch die von Pfeffer[1]) angegebene Eingypsungsmethode erreicht. Da sich die Versuchsobjecte nur durch wenige Stunden in der Gypshülle befinden sollen, ist es vortheilhaft, ganz dünne Platten als Gypsmantel um die Objecte herzustellen, aus welchen man die Pflanzen sehr leicht ohne Verletzung herausschälen kann[2]). Die auf diese Weise fixirten Wurzeln wurden möglichst genau mittelst Lothvorrichtung vertical aufgestellt, so dass ihre Spitze nach oben sah. In dieser Lage verblieben die Versuchspflanzen 5—6 Stunden. Hierauf wurde die Gypshülle entfernt und die Wurzeln auf den Klinostaten gebracht. Nach 2—3 Stunden erfolgte die Feststellung, ob Nachwirkung eingetreten sei. Die an Wurzeln und Stengeln verschiedener Pflanzenarten und vielen Exemplaren angestellten Experimente ergaben, dass auf diese Art keine geotropische Induction hervorgerufen wird. Wenn man aber in gleicher Weise eingegypste Wurzeln mehrere Stunden hindurch horizontal legt, und sie dann befreit, so kann man stets eine geotropische Nachwirkung constatiren, welche vollkommen mit jenen Inductionserscheinungen übereinstimmt, die man nach andersartiger Fixirung der Objecte beobachtet. Das Verfahren des Eingypsens an sich kann somit die Nachwirkung nicht beeinträchtigt haben. Es kommt nur auf die Stellung an, welche man den eingegypsten Versuchspflanzen während der Induction giebt. In der umgekehrten verticalen Lage kommt es somit zu keiner geotropischen Induction. Wenn wir auf die Ursachen dieses Verhaltens eingehen, so haben wir in erster Linie zu berücksichtigen, dass die Nutationen durch die unbewegliche Fixirung mittels Gyps gänzlich verhindert sind. Es ist demnach die Wahrscheinlichkeit sehr gross, dass letztere Beeinflussung die Ursache des Ausbleibens geotropischer Krümmung bildet, und dass die Sachs'sche Annahme, die Nutationen seien die Hauptursache des Zustandekommens geotropischer Krümmung in der invers senkrechten Lage, zu Recht besteht. Im Anschluss hieran suchte ich mich auch zu überzeugen, ob die umgekehrt verticale Lage eine Vergrösserung des Ausschlages der Nutation bedinge

---

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, 1893, p. 238.

2) Ueber das Verfahren siehe die Angaben bei Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, l. c.

gegenüber der normalen Gleichgewichtslage und der Horizontallage am Klinostaten.

Dahinzielende Versuche zeigten mir, dass in invers senkrechter Lage keine verstärkten autonomen Nutationen auftreten. Ich fand sogar, dass Fabawurzeln in normaler geotropischer Gleichgewichtslage stärker nutirten, als in invers senkrechter Lage. Während bei ersterer Lage die Wurzeln nur um 2 mm den Ort ihrer Spitze durch Nutation veränderten, erhielt ich bei normal abwärts gestellten Wurzeln 4—5 mm Ausschlag (im feuchten Raum). Zur Einleitung von geotropischer Reaction vermittels Nutation bedarf es aber sicher nur eines ganz minimalen Ausschlages. Es lehrten mich Versuche an eingegypsten Wurzeln, die ich nur um 2° gegen die Verticale aus der Inversstellung geneigt, aufgestellt hatte, dass hierbei bereits geotropische Induction, wenngleich schwach, zu erzielen war.

Wenn eine Nutation mithin nur einen derartig kleinen Ausschlag bewirken könnte, so wäre sie doch im Stande, die Wurzel aus der Inverslage in eine Lage zu bringen, in welcher Induction bereits erreicht werden kann. Nun würde z. B. eine Nutation von 2 mm Ausschlag einer 3 cm langen Wurzel bereits eine Neigung von 4° verleihen die sicher hinreicht, um eine schwache geotropische Action auszulösen. Sobald aber die Wurzelspitze in die neue Position gelangt ist, befindet sie sich bereits in einer viel günstigeren Stellung zum Geotropismus, und dies nimmt immer mehr zu, je näher die Neigung der Wurzelspitze der optimalen Lage zur geotropischen Reaction kommt. Man muss sich demnach der Meinung von Sachs anschliessen, dass die Nutationen der invers gestellten Wurzel das wichtigste Hilfsmittel zur Einleitung geotropischer Reaction sind.

Vergleich der Schnelligkeit des Eintrittes geotropischer Krümmung unter verschiedenen Neigungswinkeln gegen die normale Gleichgewichtslage. — Es wurde schon hervorgehoben, dass zur Beurtheilung der Reaction auf die Schwerkraftwirkung in verschieden grosser Ablenkung der Pflanze von der Normallage nicht bloss die Winkelgrösse der unter den gegebenen Umständen erzielbaren geotropischen Reaction herangezogen werden müsse. Wir haben ausserdem noch die Eintrittsgeschwindigkeit der Krümmung vergleichend zu untersuchen.

Durch Elfving[1]) und gleichzeitig durch Fr. Schwarz[2]) ist festgestellt worden, dass der Eintritt der Reizkrümmung an centrifugirten Wurzeln um so rascher erfolgt, je stärker die angewendete Fliehkraft und die inducirte Action ist. Man könnte somit auf den Gedanken kommen, dass auch unter verschiedenem Neigungswinkel gegen die Normallage ein um so schnellerer Beginn der geotropischen Reaction eintreten müsse, je intensiver die durch die Schwerkraft veranlasste Reaction in einer bestimmten Ablenkungslage sei. Doch ist darauf aufmerksam zu machen, dass eine derartige Abhängigkeit nicht die allein mögliche ist. Es ist gerade so gut denkbar, dass eine intensivere Reaction einen späteren Eintritt und einen Anfangs langsameren Verlauf hat als eine schwächere, wenn auch die Impulse zu beiden gleichzeitig erfolgt sind. Die Vorgänge, die sich während des Sichtbarwerdens der Reaction abspielen, müssen nicht unbedingt um so schneller aufeinander folgen, je intensiver die geotropische Induction ist. Die Zunahme der Reactionsgeschwindigkeit einer geotropisch gereizten Wurzel ist a priori als ebensowenig an eine Grössenzunahme des erhaltenen Impulses gebunden zu betrachten, wie etwa die Schnelligkeit, mit der ein Mensch auf eine Lichtempfindung durch Reflexbewegung reagirt, von der Stärke der betreffenden Lichtquelle abhängig ist. Für sich allein genommen wäre also die Geschwindigkeit, mit der die geotropische Reizaction eintritt, kein absolut sicheres Maass für die Grösse der ausgelösten Action. Doch muss man sie im Zusammenhang mit anderen Factoren zu diesem Zwecke mit heranziehen.

Die Keimwurzeln verschiedener Pflanzenarten, und das Hypokotyl von Helianthus, sowie die Fruchtträger von Phycomyces, welche ich auf diese Verhältnisse hin in Untersuchung nahm, zeigten ganz einheitliches Verhalten. Wenn man die Versuchsobjecte nur um ganz kleine Winkel 2—10° aus ihrer Normallage herausbringt, so erfolgt die Reaction erst nach mehreren Stunden, oft unregelmässig, in den kleinsten Winkeln manchmal gar nicht. Dies constatirte bereits Sachs. In Neigungs-

1) Elfving, Beitrag zur Kenntniss der Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen. Sep.-Abdr. aus Acta Soc. Scient. Fennic. Bd. 12 (1880), p. 33.

2) Fr. Schwarz, Der Einfluss der Schwerkraft auf das Längenwachsthum der Pflanzen. Untersuchungen a. d. botan. Instit. zu Tübingen, Bd. I, p. 53. (1. Heft, 1881).

winkeln von 10—20° sah ich die Reaction immer in längstens zwei Stunden (bei 17—19° C.) eintreten. Ablenkungslagen über 20° lassen schon nach 1—1¼ Stunde sichere geotropische Krümmung im Beginne erkennen. Trotz meiner Bemühungen und äusserst zahlreicher Beobachtungen konnte ich mich nicht davon überzeugen, dass mit zunehmendem Neigungswinkel bis zur optimalen Lage (140—160°) eine weitere Geschwindigkeitszunahme des Eintretens erfolgt. Ich musste annehmen, dass schon in dem relativ kleinen Neigungswinkel von 20° jene Schnelligkeit des Krümmungsbeginnes erreicht ist, welche dem Versuchsobjecte unter den gegebenen Umständen überhaupt möglich ist. Von der optimalen Ablenkungslage bis zur Inverslage findet aber wiederum eine sehr merkliche, allmählich grösser werdende Verspätung des Reactionseintrittes statt, so dass eine invers senkrecht gestellte Wurzel immer ½—¾ Stunde später Krümmungsbeginn aufweist, als in den Neigungswinkeln von 20—150° aufgestellte Objecte.

Da bei gewöhnlicher Zimmertemperatur die Reaction doch sehr rasch in sämmtlichen Ablenkungslagen nacheinander erfolgt, stellte ich auch Versuche bei niederer Temperatur (+ 7 bis 8° C.) an, in der Meinung, dass ein künstlich verlängerter Verlauf des Experimentes vielleicht vorhandene kleine Zeitdifferenzen im Reactionseintritt vergrössern könne. Jedoch sah ich auch dann, dass in sämmtlichen Lagen zwischen 20° und 150° Neigungswinkel die Krümmung ohne merklichen Zeitunterschied einsetzte. In einem speciellen Falle trat sie gleichzeitig nach zwei Stunden ein (Temp. + 7° C.).

Zur Beobachtung des ersten Reactionsbeginnes sind spitze, dünne Keimwurzeln am besten verwendbar. So fand ich die geotropisch recht gut reagirenden, an ihrem Ende schlank conisch zulaufenden Wurzeln von Lupinus albus sehr geeignet. Die erste Spur beginnender Krümmung äussert sich darin, dass der untere Contour des Spitzenconus sich gerade streckt, während der obere Contour stärker convex gewölbt erscheint.

Grasknoten sind zum Studium der Eintrittsschnelligkeit geotropischer Reaction in verschiedenen Ablenkungslagen wegen ihrer langsam erfolgenden Krümmung und der sehr genau bestimmbaren Winkel bessere Versuchsobjecte als Keimstengel. Bei einer Temperatur von 19° C. ist die beginnende geotropische

Reaction erst in 4—6 Stunden merklich. Die Versuchsergebnisse waren bezüglich der Relation der Inductionszeiten ähnlich den an Wurzeln und Keimstengeln erhaltenen. In geringem Neigungswinkel von 2—10° erfolgt die entsprechende geotropische Krümmung erst nach 12—16 Stunden. Giebt man den Knoten Neigungswinkel von 20—170°, so tritt die geotropische Reaction allenthalben gleichzeitig (nach vier Stunden) ein, ohne dass man irgend welchen merklichen Zeitunterschied bei den verschiedenen Ablenkungslagen auffinden könnte. In höheren Neigungswinkeln ist die Verspätung des Krümmungsbeginnes dagegen sehr gross. Unter 177° erfolgt Reaction erst nach 24 Stunden, unter 179° erst nach 48 Stunden. Unter 180°, in der Inversstellung tritt sie überhaupt nicht ein, wie bereits oben dargethan wurde.

Es ist demnach auch an Grasknoten die Eigenthümlichkeit zu constatiren, dass von einem relativ kleinen Ablenkungswinkel an einer Steigerung der inducirten geotropischen Action eine Schnelligkeitszunahme des Eintrittes derselben nicht mehr entspricht. Es ist schon unter dem kleinen Winkel von 20° die grösstmöglichste Eintrittsschnelligkeit erreicht, die nicht mehr gesteigert werden kann. Eine Besonderheit bieten die Grasknoten insofern, als die Verspätung der Reaction unter den grössten Neigungswinkeln (170—179°) nicht bereits von der „optimalen Lage" an merklich ist, wie bei Wurzeln und Keimstengeln, sondern erst von 170° an deutlich einsetzt. Sehr interessant ist die grosse Empfindlichkeit der Grasknoten gegen geringe Ablenkung aus ihren beiden senkrechten Gleichgewichtslagen, die es mit sich bringt, dass bereits eine Ablenkung von 1°, wenn auch erst sehr spät, eine geotropische Reaction inducirt.

Ich versuchte auch, ob nicht Differenzen vorhanden sind, je nachdem die in feuchten Sand gesteckten Grasknoten mit ihrem oberen oder unteren Internodium nach oben gerichtet sind. Es ist aber stets gleichartiges geotropisches Verhalten zu constatiren, wie die Knoten auch gestellt sein mögen. Sie krümmen sich stets so, dass das hervorragende Internodium sich vertical aufrecht zu stellen strebt.

Die geschilderten Verhältnisse des Reactionseintrittes sind auch aus den beigegebenen Kurven gut ersichtlich (Taf. X, Fig. 6 u. 7).

Lehrreich ist eine Zusammenstellung der Kurven der Nachwirkungsgrösse und des zeitlichen Beginnes der Reaction (Taf. X,

Fig. 8). Während die erstere Kurve langsam bis zu ihrem Maximum bei 140° emporstrebt und sehr bald niederfällt, steigt die Kurve des zeitlichen Reactionsbeginnes (in der Figur punktirt gezeichnet) sehr steil an, erreicht ihr Maximum sehr rasch, und verweilt darauf bis etwa zu jenem Punkte, wo die erste Kurve wieder fällt, um gleichfalls zu sinken. Man kann sich die Vorstellung bilden, dass zwar eine allmähliche Steigerung der Nachwirkungsgrösse bis zum Maximum in der optimalen Lage möglich ist, während hingegen eine entsprechende Beschleunigung des zeitlichen Beginnes nicht in dem Maasse möglich ist. Es würde durch letzteren Umstand der ausgedehnte flache Scheitel der Kurve II verursacht werden.

Betrachten wir die abfallenden Kurvenschenkel, so fällt uns auf, dass die Kurve I (Nachwirkung) mit einem höheren Niveau endet, als die Ordinate für den Neigungswinkel 90° (Horizontallage) beträgt. Die Kurve II (zeitlicher Beginn) zeigt aber ein gegentheiliges Verhalten. Die Ordinate des Endpunktes ist kleiner, als die zum Neigungswinkel 90° gehörige, welche in den Bereich der maximalen Höhe der Kurve fällt. Man könnte vielleicht meinen, darin läge ein Widerspruch. Jedoch ist hierbei in Erinnerung zu bringen, dass in dem Neigungswinkel von 180°, den der Endpunkt der Kurven bedeutet, keine geotropische Induction direct erfolgt, sondern wir sahen, dass die Induction erst durch autonome Nutationen veranlasst wird. Wenn nun in der Inverslage thatsächlich der zeitliche Beginn der Reaction später fällt, als in der Horizontallage, so entspricht dieser verspätete zeitliche Beginn nur dem kleinen Winkel, um welchen die Wurzel durch die Nutation aus der Inverslage herausbewegt worden ist. Wir sehen in unserer Kurve die gleiche Ordinate, wie dem Endpunkte, so dem Neigungswinkel von 10° zukommen. Beiden Punkten ist der gleiche zeitliche Beginn eigen. Die Nutation in der Inverslage verursachte somit den gleichen zeitlichen Beginn, wie eine Ablenkung von 10° aus der Gleichgewichtslage. Kurve II dagegen nimmt in ihrem Endpunkte jene Ordinatenhöhe ein, welche der thatsächlich erreichten Krümmung der invers gestellten Wurzel entspricht. So hatte vermuthlich in dem dargestellten Falle vermittelst Einleitung des Geotropismus durch Nutation die Spitze eine schliessliche Neigung von 100° erhalten, welchem Winkel die erreichte Grösse der Nachwirkung (von

110°) entspricht. Die Ordinatenhöhe der Endpunkte beider Kurven muss also von der stattgefundenen Nutation abhängig gedacht werden.

Die entsprechenden Kurven für Grasknoten würden beide mit der Ordinate Null enden, indem eben bei diesen Organen keine Nutation und keine hierdurch veranlasste geotropische Induction aus der invers senkrechten Lage stattfindet.

Diejenige Ablenkungslage von Hauptwurzeln, in welcher die grösste geotropische Action inducirt wird, ist demnach nicht die Horizontallage, sondern sie liegt im Mittel 45° über derselben. Der Beweis hierfür ist, dass die grösste erzielbare Nachwirkung eben derartig schief aufwärts gerichtete Wurzeln zeigen. Von negativ geotropischen orthotropen Organen (Keimstengeln, Sporangienträgern von Phycomyces) gilt dasselbe, natürlich mit dem Unterschied, dass die günstigste Ablenkungslage etwa 45° unter der horizontalen sich befindet.

Invers senkrecht gestellte orthotrope geotropische Organe erleiden nur dann Induction, wenn sie nutiren. Wir müssen annehmen, dass in dieser Ablenkung (180° aus der normalen Gleichgewichtslage) direct keine Induction erfolgt, und dass nur die durch Nutationen veranlassten kleinen Abweichungen aus der verticalen die geotropische Krümmung einleiten.

B. Nebenwurzeln.

(*Plagiotrope radiäre Organe.*)

Der vollständige Beweis, dass Nebenwurzeln positiv geotropisch sind, wurde bekanntlich zuerst durch die grundlegenden Untersuchungen von Sachs[1]) erbracht. Durch dieselben wurde eingehend dargelegt, dass Nebenwurzeln, welche man bei Eliminirung einseitiger Schwerkraftwirkung auf dem Klinostaten erzieht, mit dem acroscopen jüngeren Theil der Hauptwurzel einen

1) Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln, II. Abh. Arbeiten d. bot. Inst. z. Würzburg, Bd. 1, Heft IV, 1874 und Gesamm. Abhandl. II. Bd., p. 864.

grösseren Winkel einschliessen, als er im normalen Leben der Pflanze zwischen Haupt- und Nebenwurzel zu Stande kommt. Dieser Winkel wurde von Sachs „Eigenwinkel“ genannt. Aus Beobachtungen an Nebenwurzeln, die der Einwirkung der Centrifugalkraft ausgesetzt waren, wobei sich dieselben der Richtung der Kraft näherten, ferner aus den Thatsachen, dass nach Umkehrung der ganzen Pflanze die Nebenwurzeln sich in den normalen Winkel zurückkrümmen, und dass vertical aufrecht gestellte Nebenwurzeln ebenfalls in ihre normale Winkelstellung zurückkehren, schloss Sachs, dass die Neigung der Nebenwurzeln gegen die Hauptwurzel mit durch Einwirkung der Schwerkraft bedingt sei. Er nannte jene Neigungslage, in welche die abgelenkten Nebenwurzeln immer wieder zurückkehren, den „geotropischen Grenzwinkel“ derselben, und wollte hiermit ausdrücken, dass mit Erreichung dieses Winkels der krümmende Einfluss der Schwerkraft seine Grenze gefunden habe. Sachs beschäftigte sich im Weiteren mit der Frage nach der Bedeutung des geotropischen Grenzwinkels: „was wir uns darunter zu denken haben, dass Wurzeln, obgleich sie geotropisch sind, doch aufhören sich zu krümmen, wenn die fortwachsende Spitze einen Grenzwinkel mit der Richtung der Schwere, oder mit der Richtung der Centrifugalkraft bildet“. Zur Erklärung zieht der genannte Forscher seine Annahme herbei, dass die Gravitationswirkung auf reactionsfähige Wurzeltheile den Maximaleffect dann ausüben wird, wenn sie die Wachsthumsachse rechtwinkelig trifft, „je spitzer der Winkel wird, unter welchem die Richtung der Schwerkraft die Längsachse der krümmungsfähigen Stelle schneidet, desto schwächer wird die krümmende Wirkung selbst ausfallen“. Haupt- und Nebenwurzeln würden sich nur dadurch bezüglich ihres Geotropismus unterscheiden, dass bei letzteren die krümmende Wirkung der Schwere bereits unter einem wenig spitzen Winkel (dem Grenzwinkel) aufhört, während Hauptwurzeln so-lange geotropisch reagiren, als sie überhaupt noch einen Winkel mit der Verticalen einschliessen. Sachs schlägt auch als kürzere Ausdrucksweise vor, die Grösse des Grenzwinkels als eine Art Maass für die geotropische Reactionsfähigkeit zu betrachten, und so könnte man sagen, Nebenwurzeln seien weniger geotropisch als Hauptwurzeln.

Sachs hatte somit die Richtung der Nebenwurzeln nur in steter Beziehung derselben zur Richtung der Hauptwurzel untersucht. Als Ergänzung der Kenntnisse dieser schwierigen Verhältnisse versuchte ich Thatsachen zu sammeln, welche die Richtung der Nebenwurzeln für sich, ohne Rücksichtnahme auf die Hauptwurzel betreffen. Ein Theil dieser Untersuchungen betrifft jedoch nicht nur die geotropischen Eigenschaften, sondern auch die Eigenrichtung der Nebenwurzeln und wird im nächsten Capitel behandelt werden. Ich will hier nur einige Versuche über die Geschwindigkeit des Reactionseintrittes an Nebenwurzeln, die aus ihrem geotropischen Grenzwinkel abgelenkt waren, vorausschicken.

Die Eigenthümlichkeit des Wachsthums der Nebenwurzeln, die kurze Längenausdehnung und geringe Dauer der Krümmungsfähigkeit der Wachsthumszone, sowie das langsame Eintreten der Reactionen auf äussere Einflüsse, die grosse Abhängigkeit aller dieser Umstände vom umgebenden Medium, endlich wohl manche noch wenig bekannte störende Factoren bringen es mit sich, dass es nicht möglich ist, die Versuche annähernd so sicher und exact wie an Hauptwurzeln auszuführen. Es betrifft dies besonders die Untersuchungen über Grösse der geotropischen Nachwirkung in verschiedenen Ablenkungslagen, als Maass der Grösse der inducirten Action. Dieselben ergaben mir keine unzweideutigen Resultate, so dass ich es aufgeben musste, diesen Theil der Versuche weiter zu führen. Die Winkel, die ich als geotropische Nachwirkung erhielt, hatten viel zu geringe Grösse und variirten zu sehr, als dass man etwas Positives hätte daraus schliessen können. Anders verhielt es sich mit der Untersuchung, wie schnell geotropische Reaction unter verschieden grossem Neigungswinkel eintritt. Wie wir gelegentlich des Studiums dieser Verhältnisse an Hauptwurzeln sahen, kann man im Allgemeinen aus einem schnelleren Eintritt geotropischer Reaction auf eine stärkere Action schliessen, indem die Kurven des zeitlichen Beginns und der Actionsgrösse viel Uebereinstimmung zeigen. Insofern kommt auch den nachfolgenden Versuchen an Nebenwurzeln einige Bedeutung zu. Die Versuchsobjecte mussten zu unserem Zwecke in feuchter Luft kultivirt werden. Es bringt dies freilich manche Uebelstände mit sich, von Allem die grössere

Trägheit in der Reaction und das frühere Erlöschen des Längenwachsthums als in Erde oder Sägemehl. Es ist jedoch der Versuch in längstens 24 Stunden beendet, innerhalb welcher Zeit der schädliche Einfluss des Mediums noch nicht voll zur Geltung kommt. Als Versuchspflanzen wurden Curcurbita Pepo, Vicia Faba gewählt; ferner auch Phaseolus multiflorus. Die Keimlinge wurden solange in Sägemehl kultivirt, bis die Hauptwurzel eine Länge von etwa 15 cm erreicht hatte und die Nebenwurzeln nahe am Hervorbrechen aus dem Mutterorgan waren. Hierauf wurden sie in einen dampfgesättigten, dunklen Raum gebracht und die Entwickelung der Nebenwurzeln bis 2—3 cm Länge abgewartet. Um das verschiedene Verhalten der Nebenwurzeln in verschiedenen Lagen zum Horizont zu studiren, und zwar unabhängig von der Richtung der Hauptwurzel, ist es am einfachsten, die Hauptwurzel horizontal zu fixiren. Man hat dann sofort Nebenwurzeln in den verschiedensten Neigungswinkeln. Ich führe einige Versuche mit Vicia Faba an. Sachs[1]) hat gezeigt, dass hier 4—6, am häufigsten 5 Orthostichen von Nebenwurzeln vorhanden sind. Es wurde nun einmal die Hauptwurzel horizontal im feuchten Raume fixirt, wobei die fünf Nebenwurzelreihen in Winkel von $+20^0$, $+40^0$, $+90^0$, -70^0, -20^0 (die Winkel nach den Regeln der Geometrie bezeichnet) zu stehen kamen. Die Nebenwurzeln wurden nicht sämmtlich in Beobachtung genommen, sondern nur die mittleren, nicht aber die gegen das Hypokotyl und die Hauptwurzelspitze zu stehenden. Die mittleren Nebenwurzeln besassen einen geotropischen Grenzwinkel von 70^0, d. h. sie standen 20^0 gegen eine durch ihren Ursprung an der horizontal gestellten Hauptwurzel gelegte Verticalebene geneigt. Es ist klar, dass der Winkel der Orthostiche $+90^0$ um 20^0 kleiner genommen werden muss, um die wirkliche Neigung der betreffenden Nebenwurzeln gegen die Horizontalebene zu bezeichnen. Die im Winkel -20^0 stehende Orthostiche fällt dagegen mit der Lage des geotropischen Grenzwinkels zusammen. Fünf Stunden nach Aufstellung des Versuches wiesen die Nebenwurzeln der Orthostiche $+40^0$ deutlich beginnende

---

1) Sachs, Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln, II. Arbeiten d. bot. Inst. zu Würzburg, Bd. 1, p. 585 (1874).

geotropische Krümmung auf; nach zwölf Stunden sah man auch die Nebenwurzeln der vertical aufrechten Orthostiche + 90° (thatsächlicher Neigungswinkel = + 70°) geotropisch gekrümmt. Im Verlaufe der nächsten acht Stunden hatte auch Orthostiche + 20° deutliche Reaction. Die Wurzeln der Orthostiche — 70° krümmten sich nicht merklich[1]). Die Wurzeln der Orthostiche — 20° reagirten nicht, indem sie sich ja in der Gleichgewichtslage, dem „geotropischen Grenzwinkel" befanden. Aehnliche Versuche führte ich noch vielfach aus mit Wurzeln, deren Grenzwinkel ein anderer war. Es variirt ja, wie Sachs bereits nachgewiesen hat, der geotropische Grenzwinkel individuell und in Abhängigkeit vom umgebenden Medium, in nicht unbeträchtlichen Grenzen. Ich fand stets, dass die geotropische Reaction an Nebenwurzeln in jenen Neigungswinkeln am ehesten auftrat, welche um 60—90° nach oben von der normalen geotropischen Gleichgewichtslage abwichen. Langsamer trat sie in den Lagen zwischen 60° und dem Grenzwinkel ein. Wie man sieht, entspricht dies im Wesentlichen den Beobachtungen an Hauptwurzeln, welchen ebenfalls ein grösserer Neigungswinkel gegeben werden muss, damit die geotropische Reaction möglichst schnell und intensiv eintrete. Wenn wir die Eintrittsgeschwindigkeit der geotropischen Reaction mit gewissem Vorbehalt als Maass für die Intensität der Action betrachten, so können wir vermuthen, dass Nebenwurzeln bei einer Ablenkung um 60—90° aus ihrem geotropischen Grenzwinkel nach aufwärts die günstigsten Bedingungen zum Zustandekommen der möglichst intensiven geotropischen Reaction vorfinden. Mehr Sicherheit zur Beurtheilung würden wir aus genauer Kenntniss der Grösse der Nachkrümmung aus verschiedenem Neigungswinkel gewinnen. Jedoch konnten in dieser Hinsicht keine brauchbaren Resultate erzielt werden.

II. Abhängigkeit der geotropischen Reaction von der Grösse der auslösenden Kraft.

Dass mit einer Steigerung der wirksamen Kraft (hier Centrifugalkraft) eine Steigerung der geotropischen Wirkung erzielt wird,

1) Vergl. das im folgenden Capitel über Nebenwurzeln Gesagte.

ist durch Versuche von Sachs[1]) sicher gestellt worden. Uebereinstimmende Resultate erhielten auch gleichzeitig Elfving[2]) und Fr. Schwarz[3]). Sachs sah an centrifugirten Nebenwurzeln, wenn die Centrifugalkraft in der Wachsthumsrichtung der Hauptwurzel angriff, den geotropischen Grenzwinkel sich verkleinern. Elfving rotirte vertical gestellte Hauptwurzeln in einer horizontalen Ebene, wobei die Fliehkraft senkrecht zur Wachsthumsrichtung und zur Erdschwere einseitig wirksam war. Die Centrifugalwirkung verursachte eine Abweichung von der verticalen Richtung der Wurzeln, welche um so grösser wurde, je stärker die angewendete Centrifugalkraft war. Schwarz setzte junge Sporangienträger von Mucor der Einwirkung starker Centrifugalkraft (17 g) aus und fand, dass dieselben ihre senkrechte Substratrichtung aufgaben und sich im Sinne ihres negativen Geotropismus in die Richtung der Fliehkraft stellten. Während sie unter dem Einfluss der einfachen Schwerkraft sich erst geotropisch krümmten, nachdem sie eine Länge von mindestens 5—7 mm erreicht hatten, so trat bei Anwendung der ansehnlichen Fliehkraft die krümmende Wirkung bereits an 1—1,5 mm langen Fruchtstielen ein. Ein zweiter Versuch von Schwarz ist für unseren Zweck ebenfalls lehrreich. Schwarz liess Lupinenkeimpflanzen, welche senkrecht gegen den Rotationsradius aufgestellt waren, rasch rotiren, nachdem er an den Kotyledonen kleine Gewichte angebracht hatte, um den statischen Zug, welchen das Gewicht der centrifugirten Pflanzentheile dem Geotropismus entgegen bewirkt, zu vermehren. Die Keimlinge nahmen S-Form an; das Hypokotyl war der Lastwirkung gefolgt, nur die obersten, am stärksten wachsenden Theile waren geotropisch gekrümmt. Bei höherer Fliehkraft wurde aber die geotropische Wirkung ganz unterdrückt. Es muss somit die Steigerung der geotropischen Wirkung langsamer erfolgen, als die Steigerung der auslösenden Centrifugalkraft. Denn das der Centrifugalkraft proportionale statische Moment der Gewichte könnte sonst nicht

---

1) Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1, p. 607 (1874).

2) Elfving, Beitrag zur Kenntniss der Einwirk. d. Schwerkraft auf die Pflanzen. Sep.-Abdr. aus Acta Soc. Scient. Fennic. Bd. 12 (1880), p. 33.

3) Fr. Schwarz, Der Einfluss der Schwerkraft auf das Längenwachsthum der Pflanzen. Untersuchungen a. d. botan. Inst. zu Tübingen, Bd. 1, p. 81 (Heft I, 1881).

die geotropische Wirkung der Fliehkraft aufheben. Dass aber die Stärke der geotropischen Wirkung mit der Vergrösserung der Fliehkraft namhaft zunimmt, lehrte der Versuch von Schwarz, durch welchen dieser Autor zeigte, dass an Lupinen, die unter dem Einfluss einfacher Schwerkraft befindlich horizontal lagen, bereits ein viel kleineres angehängtes Gewicht genügte, um das geotropische Krümmungsbestreben zu überwinden, als es bei Keimlingen der Fall war, die von stärkerer Centrifugalkraft beeinflusst waren.

Genaueres über die Abhängigkeit der Grösse geotropischer Wirkung von der Grösse der auslösenden Kraft ist derzeit nicht bekannt. Es ist möglich, dass auch für den Geotropismus das Weber'sche Gesetz gilt[1]), doch gelang mit den heutigen Hilfsmitteln ein diesbezüglicher Nachweis noch nicht. Das bequemste Mittel, um das Abhängigkeitsverhältniss zwischen Kraft und Reizwirkung zu erforschen, wäre freilich, zwei variable, gerade entgegengesetzt angreifende Centrifugalkräfte auf das Pflanzenorgan einwirken zu lassen; doch lässt sich dies nicht leicht realisiren. Ich griff zu einem anderen Mittel, nämlich zur Messung der Zeitdauer, welche unter Einfluss verschieden starker Fliehkräfte zum Eintritt der geotropischen Krümmung verfliesst. Analog wie wir in der Thierphysiologie von einer „Latenzperiode des Reizes" oder von „Latenzzeit" schlechthin sprechen, so können wir auch bei Reizvorgängen in Pflanzen, nach dem Vorgange Pfeffer's[2]), die Zeit, welche vom Beginne der Induction bis zum Reactionseintritt verstreicht, „Zeit der latenten Reizung" nennen. Versuche mit Anwendung verschieden grosser Centrifugalkräfte lehren, dass die Latenzzeit bei den gleichen Objecten im Allgemeinen um so kleiner ist, je grösser die einwirkende Fliehkraft ist. Ich unternahm es nun, das Abhängigkeitsverhältniss der Latenzzeit von der Grösse der Fliehkraft im Einzelnen festzustellen. Es ist gleich zu bemerken, dass diese Untersuchungsmethode leider nicht jene wünschenswerthe Feinheit besitzt, um etwa genaueren Aufschluss über Relation zwischen Reiz- und Reactionsgrösse zu erhalten. Hierzu sind die Zeit-

---

1) Vergl. Pfeffer, Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuchungen aus d. botan. Inst. zu Tübingen, Bd. I, p. 407 (1884).

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Bd., p. 332 (1881).

differenzen, welche man erhält, viel zu klein, um daran einen Maassstab für zugehörige Fliehkraftunterschiede, die relativ sehr gross sind, zu gewinnen.

Zu meinen Versuchen mit sehr rascher Rotation benutzte ich einen grossen, mittels Gasmotor von 1 Pferdekraft getriebenen Centrifugalapparat des Leipziger Institutes, dessen Benützung mir von Herrn Geheimrath Prof. Pfeffer in freundlichster Weise freigestellt wurde. Dieser Apparat besitzt eine Uebertragung von der Transmissionswelle mittelst zweier konisch gebauter übereinanderliegender Wellen, wodurch durch blosse Hin- und Herschiebung des Riemens eine Variation der Umdrehungsgeschwindigkeit in einfacher Weise ermöglicht wird. Als Behälter für die Versuchspflanzen diente ein etwa 1 m langer, schmaler Eisenblechkasten, der auf die Scheibe des Centrifugalapparates fest angeschraubt war. In diesen Kasten wurden in beliebiger Entfernung vom Rotationscentrum mittelst Eisenklammern und Holzverkeilung Holzkästen mit den Versuchsobjecten eingesetzt. Diese Kästchen besassen eine Glaswand, so dass man einige an letztere dicht angesetzte Wurzeln beobachten konnte, ohne erst die Wurzeln herausnehmen zu müssen. Bezüglich der Kultivirung der Wurzeln während des Versuches hielt ich mich im Allgemeinen an das von Schwarz[1]) eingeschlagene Verfahren. Die Kästchen wurden mit festgedrücktem feuchten Sägemehl gefüllt. In letzteres wurden Löcher vorgebohrt und die Wurzeln in diese hineingesteckt, so zwar, dass einige derselben der Glaswand anlagen und direct durch dieselbe hindurch beobachtet werden konnten. Der Holzdeckel des Kästchens wurde fest angebunden oder bei sehr starker Centrifugalkraftwirkung auch mit Drahtstiften festgemacht. Ein Austrocknen des Sägemehls suchte ich durch sorgfältige Verwahrung des ganzen Kastens zu vermeiden. Derselbe wurde nebst seinem Blechverschluss noch mit einem Pappkasten umgeben. Ueberdies waren die kleinen Holzkästchen in seinem Innern mit Werg fest verwahrt. So war auch bei 6stündiger rascher Rotation niemals ein merklicher Wasserverlust des Sägemehles zu beobachten.

Die allergrössten Geschwindigkeiten des Apparates (es können

1) Fr. Schwarz, l. c.

bis 1400 Touren in der Minute erzielt werden) kamen gar nicht in Anwendung. Ich fand, dass die Latenzzeit bei etwa 40facher Schwerkraftwirkung ihr Minimum von $^3/_4$ Stunden bei 17° C. erreicht, unter welches sie nicht mehr herabgeht, weil die geotropische Reaction eben nicht schneller ausgeführt werden kann. Die dazu nöthigen Wachsthumsvorgänge vermögen bei der bestimmten Temperatur keine noch grössere Beschleunigung zu erhalten. Die kleinste Geschwindigkeit, welche bei dem Apparate erhalten werden konnte, waren 20 Touren in der Minute, was bei einem Radius von 5 cm Länge noch immer eine Fliehkraft von 0,02 g, wenn g die Beschleunigung der Schwere bedeutet, ausmacht. Ich erfuhr, dass diese Fliehkraft noch im Stande ist, binnen vier Stunden kräftige geotropische Reaction zu erzielen. Um zu noch kleineren Centrifugalkräften zu gelangen, bediente ich mich des Pfeffer'schen Klinostaten, welcher mittelst Uebertragung durch zwei concentrische Zahnräder und ausserdem sehr ausgiebiger Regulation durch das angebrachte Flügelrad im Maximum bis fünf Umdrehungen in der Minute zu erhalten gestattet. Mit dem letzteren Apparate erreichte ich dann alle Stärkegrade der Fliehkraft von 0,03 g bis zur Empfindlichkeitsgrenze herab.

Natürlich musste, um Schwerkraftwirkung stets vollkommen auszuschalten, die Rotationsebene vertical stehen. Die Wurzeln waren wieder senkrecht zur Rotationsebene und zur Fliehkraftrichtung angebracht.

Ich theile hier eine kleine Tabelle mit, über die Grösse der Latenzzeit bei verschieden hoher Centrifugalkraftwirkung. Die verwendeten Versuchsobjecte waren Keimwurzeln von Vicia Faba (kleine Varietät) und Lupinus albus, mit welchen identische Ergebnisse erzielt wurden. Die Temperatur betrug + 17° C.

Bei einer Fliehkraft von	Latenzzeit =
38 g	$^3/_4$ h.
35 g	
28 g	1 h.
21 g	
14 g	
10 g	

Bei einer Fliehkraft von	Latenzzeit =
7 g	$1^1/_2$ h.
4,3 g	
3,5 g	$1^3/_4$ h.
2,3 g	
1,0 g	
0,9 g	
0,6 g	$2^1/_2$ h.
0,5 g	3 h.
0,4 g	
0,2 g	4 h.
0,1 g	
0,07 g	
0,02 g	
0,003 g	5 h.
0,001 g	6 h.
0,0005 g	nach 8 h. kaum eine Krümmung angedeutet.

Die Grösse der Fliehkraft wurde nach der bekannten Formel $F = 4 \cdot 024 \cdot \frac{r}{t^2}$ berechnet, wobei r den Rotationsradius in Metern ausgedrückt und t die Umlaufszeit in Secunden bedeutet.

Die Resultate, bezüglich der Abhängigkeit von Latenzzeit und Fliehkraftgrösse, entsprechen sehr gut dem von Pfeffer[1]) auf Grund der Schwarz'schen Versuche aufgestellten Satze, dass Anfangs bei kleiner Fliehkraft die geotropische Wirkung mit einer Zunahme der Kraft relativ schnell wächst; später aber langsamer zunimmt, als die dazu gehörige Centrifugalkraft. Auch die Latenzzeit nimmt, während die Fliehkraft nur von 0,001 g auf 1 g wächst, von sechs Stunden auf $1^3/_4$ Stunden ab. Später aber entspricht einer Fliehkraftzunahme von 10 g eine Abkürzung der Latenzzeit von kaum $^1/_2$ Stunde.

Die Temperatur während der ganzen Versuchsreihen musste natürlich fortwährend möglichst auf derselben Höhe bleiben. Der Centrifugalapparat stand in einem Raum des Erdgeschosses

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, p. 334.

an der Nordseite des Leipziger Institutes, und dieses Local hielt während der Versuche in der zweiten Hälfte des Monates Juni, wie ich mich durch oftmals angestellte Messungen überzeugte, beinahe ganz constant die Temperatur von 17° C. Die Schwankungen waren höchstens 0,4 Grad.

Wie die angeführte Tabelle zeigt, ist bei der minimalen Fliehkraft von 0,001 g, die etwa drei Umdrehungen in der Minute bei 10 cm Radius entspricht, nach wenigen Stunden sehr deutliche geotropische Reaction eingetreten. Unter 0,001 g ist wohl auch noch Wirkung zu erzielen, doch schon bei 0,0005 g nicht mehr gleichmässig und sehr spät. Wir können daher etwa 0,001 g Centrifugalkraft als die Reizschwelle für die geotropische Empfindlichkeit der Faba- und Lupinuskeimwurzeln betrachten. Zum Vergleiche zog ich noch Keimwurzeln von Pisum und Zea Mays herbei und erhielt dasselbe Resultat. Auch für das Hypokotyl von Helianthus annuus, sowie für die Fruchtträger von Phycomyces nitens liegt die Reizschwelle etwa auf derselben Höhe. Interessanter Weise sind selbst die Nebenwurzeln von Vicia Faba bereits durch eine Fliehkraft von 0,001 g geotropisch reizbar. Sie zeigen, einer derartigen schwachen Centrifugalkraftwirkung unterworfen, nach zehn Stunden (bei 24° C.) einen deutlichen Beginn geotropischer Krümmung. Wenn man bei Nebenwurzeln mit Sachs von „schwächerem“ Geotropismus spricht, so darf man mithin es nicht so auffassen, als ob ihre geotropische Reizbarkeit in ihrer Abhängigkeit von verschieden grosser Centrifugalkraft geringer wäre, als bei Hauptwurzeln. Nebenwurzeln scheinen vielmehr ebenso geotropisch empfindlich zu sein, wie Hauptwurzeln. Ob dem in allen Fällen so ist, müssen noch weitere Untersuchungen zeigen.

Wenn wir auch die Reizschwelle auf diese Weise für Geotropismus feststellen können, so ist damit jedoch keineswegs die minimale Centrifugalkraft bestimmt, deren Wirkung noch zur Perception seitens des geotropisch sensiblen Pflanzentheiles kommt. Es ist durch die obigen Versuche nur sichergestellt, durch welche Kraft eben noch geotropische Action ausgelöst wird. Denkbar ist es ja, dass ein geotropischer Reiz durch noch geringere Centrifugalkraft ebenfalls empfunden wird, aber nicht mehr mit einer Krümmung beantwortet werden kann, weil andere

stärkere äussere Richtkräfte dem im Wege stehen. So dürfte die Substratrichtung bei Phycomyces erst überwunden sein müssen, ehe geotropische Krümmung seitens einer einwirkenden schwachen Centrifugalkraft herbeigeführt werden kann. Ferner ist auf die noch ausführlich zu behandelnde Kraft der Eigenrichtung hinzuweisen, vermöge welcher orthotrope Organe und Nebenwurzeln geradlinig fortwachsen. Dieselbe muss gewiss erst überwunden werden, ehe eine Centrifugalwirkung eine geotropische Reaction erzeugen kann. Unsere Bestimmungen der geotropischen Reizschwelle beziehen sich eben nur auf jene Centrifugalkraft, die gerade noch Substrat- oder Eigenrichtung zu überwinden im Stande ist.

III. Geotropismus und Eigenrichtung.

Zum Schlusse des vorigen Capitels wurde bereits hervorgehoben, dass die Eruirung jener kleinsten Centrifugalkraft, die eben noch eine geotropische Krümmung auszulösen vermag, nicht etwa die Grenze der geotropischen Sensibilität angiebt, sondern uns nur sagt, welche kleinste Kraft die Substrat- oder die Eigenrichtung zu überwinden im Stande ist, so dass die früher geradlinige Wachsthumsrichtung einer krummlinigen Platz macht. Es ist noch eine ganze Reihe anderer Erscheinungen auf dem Gebiete des Geotropismus bekannt, welche mehr oder minder deutlich auf eine Wechselwirkung zwischen Gravitationswirkung und Eigenrichtung hinweisen, und die im Nachfolgenden behandelt werden sollen.

Auf die Bedeutung der Eigenrichtung als Richtkraft der Pflanzentheile, in ganz allgemeinem Sinne, hat bereits Pfeffer[1]) in seiner Pflanzenphysiologie aufmerksam gemacht und drückt die Gesammtheit dieser Verhältnisse kurz und umfassend in den Worten aus: „Die Reactionsfähigkeit wird durch die specifischen inneren Qualitäten bestimmt, vermöge derer auch Sprossungen eine gewisse Neigung gegen das mütterliche Organ anzunehmen streben. So bilden Seitenäste, Seitenwurzeln, Blätter, Haare u. s. w. einen bestimmten Eigenwinkel mit den Tragachsen, der

1) Pfeffer, l. c., Bd. II, p. 286.

übrigens nur dann ungetrübt hervortritt, wenn andere Factoren nicht richtend eingreifen, in welchem Falle sich eben eine resultirende Stellung der Organe ergiebt. Die Eigenrichtung ist aber ein mitwirkender, unter Umständen wesentlich entscheidender Factor, und ein Erfolg der Eigenrichtung ist es auch, dass, bei Ausschluss anderer richtender Ursachen, Stengel und Wurzel geradlinig fortwachsen, und mehr oder weniger genau Hauptwurzel und Hauptachse der Keimpflanze einen Winkel von 180° miteinander bilden."

Auch wenn keine äusseren Richtkräfte auf Pflanzentheile einwirken, sehen wir die einzelnen Organe doch in bestimmter, gesetzmässiger Weise Lagen gegeneinander einnehmen, die somit nur durch innere Eigenschaften der Pflanzentheile verursacht sind. Eine Hauptwurzel, welche unter Ausschluss einseitiger Schwerkraftwirkung im dunklen, dampfgesättigten Raum auf dem Klinostaten gedreht wird, wächst trotz Abschluss von den hauptsächlichsten äusseren Richtkräften (Schwerkraft, Licht, Feuchtigkeitsdifferenz) in der gegebenen Richtung geradlinig fort; aus ihr entstehen später Nebenwurzeln, die sich in ganz bestimmtem Winkel („Eigenwinkel" Sachs) gegen das Mutterorgan stellen, ohne dass äussere Richtungsursachen bestimmend auf sie eingewirkt hätten. Sowohl das geradlinige Weiterwachsen der Hauptwurzel, als der Eigenwinkel der Nebenwurzeln ist durch die Eigenrichtung bedingt. Doch nicht in allen Fällen muss ein Organ vermöge seiner Eigenrichtung unter Abschluss äusserer richtender Factoren geradlinig wachsen. Sehr viele dorsiventrale Organe, Laubblätter sowohl als Blätter, die den Blüthenkreisen angehören, sind hierfür Beispiele. Dieselben besitzen unter Ausschluss äusserer Richtkräfte keine gerade, sondern gekrümmte Wachsthumsrichtung. Doch ist auch diese ein reiner Erfolg der Eigenrichtung.

Unter Eliminirung äusserer Richtkräfte ist für die Wachsthumsrichtung der neuangelegten Theile stets entscheidend, welche Richtung die bereits vorhandenen Antheile des betreffenden Organs einnehmen. Die älteren Theile eines Organs wirken somit richtend ein auf die jung angelegten. Daraus resultirt sowohl die geradlinige Wachsthumsrichtung der radiären Organe, als auch die gekrümmte Richtung vieler dorsiventral gebauter,

die sie unter dem Einfluss der Eigenrichtung, unter Abschluss anderer Richtkräfte, einnehmen. Ob aber die Richtung eine gerade oder eine gekrümmte ist, ist durch die specifische Organisation des betreffenden Pflanzentheiles bestimmt.

Aus dem Gesagten folgt, dass eine von aussen einwirkende Richtkraft, z. B. die Schwerkraft, erst die Tendenz eines orthotropen Organes, geradlinig fortzuwachsen, überwunden haben muss, ehe sie die Krümmung an demselben im Sinne ihrer Einwirkung veranlassen kann. Ebenso muss es sich bei plagiotrop-radiären Organen, die geradliniges Wachsthum besitzen, herausstellen. Dem Geotropismus wirkt also die Eigenrichtung antagonistisch, und es ist dies kein anderes Verhältniss, als wenn durch den Geotropismus etwa eine heliotropische Einwirkung überwunden werden müsste. Die Eigenrichtung wirkt äusseren Reizkräften ebenso entgegen, wie eine andere antagonistische äussere Richtkraft. Eine äussere Richtkraft, z. B. Geotropismus, vermag auch eine bereits von einer entgegengesetzt wirkenden Richtkraft bewirkte Reizkrümmung auszugleichen. So ist es bekannt, dass heliotropische Krümmungen durch Geotropismus wieder ausgelöscht werden können. Oder, wie Wiesner[1]) fand, kann eine Darwin'sche oder traumatropische Krümmung durch Geotropismus ausgeglichen werden. Es frägt sich nun, ob durch die Eigenrichtung ebenfalls eine anders entstandene Reizkrümmung ausgeglichen werden kann. Wir kennen nun durch Vöchting[2]) Beispiele, dass thatsächlich geotropische Krümmungen aufgehoben werden können, wenn man einseitige Schwerkraftwirkung eliminirt und so die Eigenrichtung unbehindert in Wirksamkeit treten lässt. Vöchting fand, dass Blüthenstiele von Narcissus und einigen anderen Pflanzen, welche unter dem Einfluss der Schwere stehend normaler Weise eine horizontale Lage einnehmen, ihre Winkelstellung zum übrigen Stengel allmählich verlieren und sich mit diesem in eine gerade Linie stellen, wenn man mittels Rotation der Pflanze am Klinostaten einseitige Schwerkraftwirkung eliminirt.. Ganz analog gleichen geotropisch gekrümmte

1) J. Wiesner, Untersuchungen über die Wachsthumsbewegungen der Wurzeln. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss., 89. Bd. (1884), Märzheft, p. 51 des Sep.-Abdr.

2) H. Vöchting, Die Bewegungen der Blüthen und Früchte, Bonn 1882.

Laubsprosse und Keimwurzeln (Helianthus) bei Ausschaltung der einseitigen Schwerkraftwirkung ihre Krümmung wieder aus. Vöchting[1]) schliesst daraus, „dass in dem gekrümmten Organ eine Ursache, oder ein System von Ursachen vorhanden ist, welches dahin zielt, die Geradstreckung desselben zu bewirken. Bei normaler Stellung der Pflanzen komme diese Tendenz nicht zur Geltung, da der Einfluss der Schwerkraft in diesem Falle grösser ist, als der jener inneren Kraft. Wird dagegen der einseitige Angriff der Schwerkraft aufgehoben, dann zeigt sich die Wirkung der inneren Versuche.“ Er bezeichnet ein Organ, welches aus inneren Ursachen in geradliniger Richtung fortzuwachsen strebt, als rectipetal; ein solches dagegen, welches aus autonomen Ursachen sich krümmt, als curvipetal. Für letztere Kategorie finden sich unter orthotropen Organen nur zweifelhafte Fälle (nutirende Keimstengel), dagegen zahlreiche unter den Blattgebilden, welche der Blüthe zugehörig sind.

Die Vöchting'sche Rectipetalität ist nun nicht etwa als eine besondere, den untersuchten Pflanzen eigene, innere Richtkraft anzusehen. Der Ausgleich der geotropischen Krümmung in diesen Fällen, nachdem man einseitige Schwerkraftwirkung eliminirte, ist durch die Wirksamkeit der Eigenrichtung bedingt, und ist nur die Folge des Eintrittes in die neue Gleichgewichtslage. Es ist thatsächlich dasselbe Verhältniss, als wenn man auf eine geotropisch gekrümmte Keimwurzel die Schwerkraft plötzlich (durch Drehung der Wurzel um 180° um ihre Längsachse) in entgegengesetztem Sinne angreifen lässt. Auch da gleicht die neue geotropische Action die frühere Krümmung zunächst aus, um nachher allerdings eine neue entgegengesetzt gerichtete Krümmung hervorzurufen. Durch die Eigenrichtung muss nun gerade so wie durch jede andere Richtkraft, die eine andere Gleichgewichtslage, als die eben bestehende, anstrebt, durch Aufhebung der früheren Reizkrümmung die neue Lage erreicht werden. Dies ist eine nothwendige Folge der Eliminirung äusserer richtender Einflüsse. Die durch „Rectipetalität“ hervorgerufenen Ausgleichsvorgänge sind demnach nichts eigenthümliches, sondern sind Theilerscheinungen der in allen

1) l. c., p. 31.

Pflanzen thätigen, und nach Abschluss von äusseren Reizursachen das Wachsthum geradlinig dirigirenden Eigenrichtung. Das betreffende Organ muss nach Aufhebung der einseitigen Schwerkraftwirkung mit derselben Nothwendigkeit in die frühere geradlinige Richtung zurückkehren, wie es beim Eintritte der geotropischen Krümmung die gerade Richtung verlassen und sich abwärts krümmen musste.

Die den reizbaren Pflanzenorganen innewohnende Eigenschaft der Eigenrichtung gewährt denselben die Möglichkeit nach vorübergehender Wirksamkeit einer äusseren Reizursache wiederum in die frühere Lage zurückzukehren, und ist daher der Ausgleich geotropischer Krümmungen an Wurzeln ebenso ein Act der Selbstregulation in der Pflanze[1]), wie etwa das Zurückkehren der Blättchen einer Mimosa aus dem gereizten Zustand in die auslösungsfähige Stellung.

Um eine präcise Bezeichnung für die durch die Eigenrichtung veranlassten Bewegungen zu besitzen, hat bereits Pfeffer[2]) den Namen Autotropismus vorgeschlagen. Diese Benennung characterisirt treffend das Wesentliche an der Sache, nämlich die Eigenschaft der Pflanzenorgane bei Ausschaltung äusserer Richtkräfte eine ganz bestimmte Gleichgewichtslage anzunehmen, die dem betreffenden Organ specifisch eigenthümlich ist, und in die es stets nach vorübergehender Ablenkung durch äussere Reize wieder zurückzukehren strebt. Diese Gleichgewichtslage kann gerad- oder krummlinig sein; darüber ist durch den Terminus nichts präjudicirt. „Autotropismus" stellt sich in eine Reihe mit den übrigen durch äussere Reize bedingten Tropismen und drückt die Analogie mit den letzteren Reizvorgängen aus. Wollte man noch bezeichnen, welche Organe vermöge ihrer Eigenrichtung geradliniges, und welche krummliniges Wachsthum besitzen, so könnte man von „autoorthotropen" und „auto-skoliotropen" Organen sprechen. Damit würde man mit den von Sachs bekanntlich eingeführten allgemein angenommenen Begriffen der Orthotropie und Plagio-

---

1) Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen. Sonderabdruck a. d. Verhandlungen d. Gesellschaft deutscher Naturforscher u. Aerzte, 1893, p. 84.

2) l. c., p. 84, Anmerkung.

tropie nicht in Collision kommen. Mit dem Terminus „orthotrop“ und „plagiotrop“ wollte Sachs nur die Stellung eines Organs zur Lotlinie unter normalen Bedingungen kurz und klar bezeichnet haben. Wenn ich aber die normale Lage eines Pflanzentheiles zur Verticalen kenne, so weiss ich noch nicht, welche Wachsthumsrichtung dieses Organ unter Eliminirung äusserer Richtkräfte einnimmt. Ein orthotropes Organ kann ebenso wohl auto-orthotrop wie autoskoliotrop sein.

Der von Vöchting verwendete Ausdruck „Rectipetalität“ wird nach Pfeffer am besten aufzugeben sein, indem er sich doch nur einigen speciellen Erscheinungsformen des Autotropismus anpasst, und von seinem Autor nur für diese, aber niemals in ganz allgemeinem Sinne für Eigenrichtung gebraucht worden ist.

Von den entwickelten allgemeinen Gesichtspunkten aus sollen nun einige Wechselwirkungen zwischen Geotropismus und Autotropismus behandelt werden, die sich jedoch nur auf radiär gebaute Organe beziehen. Das wenig bekannte Gebiet der Eigenrichtung dorsiventraler Pflanzentheile und der Beziehungen derselben zu den übrigen von aussen herbeigeführten Reizbewegungen muss anderweitigen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

A. Orthotrope Organe.

Meine Versuche an denselben betrafen vor allem den Ausgleich geotropischer Krümmung durch Autotropismus, um durch ein genaueres Studium der Einzelheiten über die durch Autotropismus verursachten Wachsthumsvorgänge kennen zu lernen. Es musste aber auch mit untersucht werden, ob der Ausgleich geotropischer (und anderer) Reizkrümmungen durch Autotropismus thatsächlich, so wie es die theoretische Ueberlegung fordert, übereinstimmt mit dem Ausgleich mechanisch erzeugter Krümmungen vermöge der autotropischen Eigenschaften der Pflanzenorgane.

Als Versuchsobjecte dienten verschiedene Keimwurzeln, Keimstengel und Grasknoten. Bei Untersuchung der Wurzeln drängte sich naturgemäss die Frage auf, ob, analog den übrigen Reizbarkeiten, auch für Autotropismus eine specifische Spitzensensibilität vorhanden sei.

1. *Autotropismus an geotropisch gekrümmten Keimwurzeln.*

Mit dem Ausgleich der Krümmung an geotropisch gekrümmten Keimwurzeln hat sich bereits Vöchting[1]) beschäftigt. Er führt einen Versuch an sechs 10—15 mm langen Helianthuskeimwurzeln an, welche in Folge geotropischer Induction in horizontaler Lage Winkel von 65° Ablenkung erlitten hatten. Diese Krümmung glich sich (in welcher Zeit, wird nicht angegeben) bei einem Object nahezu vollständig, bei drei Wurzeln um 45° aus, so dass dieselben nur mehr einen Winkel von 20° bildeten. Vöchting sagt weiter: „Die neue Lage war nicht etwa nur durch eine einfache Geradstreckung des gekrümmten Wurzelstückes erreicht worden. Eine Streckung war an dem letzteren zwar eingetreten, allein es ging dieselbe nicht so weit, wie es die neue Wachsthumsrichtung erfordert hätte. Es erschien vielmehr die ganze Wurzel wie eine zweimal gebrochene Linie, so zwar, dass die durch den ersten Bruch entstandene Ablenkung durch den zweiten der Hauptsache nach wieder ausgeglichen wurde." Die zwei letzten Wurzeln endlich liessen fast gar keine Streckung wahrnehmen. Sie wuchsen nahezu in der Richtung weiter, welche sie in der horizontal ruhenden Lage eingeschlagen hatten.

Ich dehnte meine Versuche mit Keimwurzeln auf verschiedene Pflanzenspecies aus, variirte durch verschiedene Länge der Inductionszeit und durch Abänderung des Neigungswinkels den krümmenden Einfluss der Schwerkraft, um auf diese Weise ein möglichst vollständiges Bild der Ausgleichserscheinungen zu erhalten.

Die nebenstehende tabellarische Uebersicht über eine Auswahl aus den zahlreichen angestellten Versuchsreihen bezieht sich auf Keimwurzeln von Lupinus albus, welche eine durchschnittliche Länge von 2,5 cm besassen. Die Temperatur, bei welcher gearbeitet wurde, war 18—20° C. Die Untersuchungsobjecte wurden unter verschiedenen Neigungswinkeln (22, 45, 67, 90, 112, 135, 157, 180°) eine bestimmte Zeit hindurch der geotropischen Induction unterworfen und sodann langsam parallel

1) H. Vöchting, Bewegungen der Blüthen und Früchte, Bonn 1882, p. 182.

Versuch No.	Dauer der geotrop. Induction	Krümmung nimmt zu bis zu	Ausgleich erfolgt nach Stunden							
			Neig. 22°	Neig. 45°	Neig. 67°	Neig. 90°	Neig. 112°	Neig. 135°	Neig. 157°	Neig. 180°
I	1 h.	6 h.	24	24	24	24	24	24	48	48
II	1 h.	6 h.	24	24	24	24	48	48	72	72
III	1 h.	7 h.	24	24	24	24	48	48	72	72
IV	2 h.	6 h.	24	24	48	72	72	72	∞	∞
V	2 h.	8 h.	48	48	48	48	48	48	∞	∞
VI	2 h.	8 h.	48	48	48	∞ 80°	∞ 45°	∞ 15°	∞ 90°	∞
VII	2 h.	8 h.	48	48	72	72	72	72	∞	∞
VIII	3 h.	12 h.	48	48	72	72	72	72	72	∞
IX	3 h.	12 h.	48	48	72	72	72	72	72	∞
X	3½ h.	24 h.	48	48	72	72	72	72	72	∞
XI	4 h.	24 h.	72	72	72	72	∞ 100°	∞ 100°	∞ 100°	∞ 100°
XII	4 h.	24 h.	72	∞ 40°	∞ 20°	∞ 75°	∞	∞	∞	∞
XIII	5 h.	24 h.	48	48	48	48	∞	∞	∞	∞
XIV	7 h.	24 h.	72	72	∞ 45°	∞ 45°	∞ 34°	∞ 56°	∞ 130°	∞ 80°

Anmerkung: ∞ = kein Ausgleich der geotropischen Krümmung. Die beigesetzte Zahl bedeutet den schliesslich erreichten Minimalwinkel.

ihrer Längsachse auf dem Klinostaten 1—3 Tage lang rotirt. Bei kürzerer Inductionsdauer, wobei die Wurzeln bereits aus ihrer Neigungslage entfernt wurden, sobald die geotropische Krümmung einzutreten begann (eine Stunde), blieben dieselben frei. Wurden sie aber längere Zeit (2—7 Stunden) hindurch geotropisch inducirt, so mussten sie natürlich während dieser Zeit an der Krümmung gehindert werden, was durch übergeschobene enge Glasröhrchen, Anbinden an feucht erhaltener Korkunterlage u. dgl. geschah. Die Befestigung wurde entfernt, sobald die Wurzeln auf den Klinostaten kamen.

Ein Blick auf unsere Tabelle lehrt uns, dass der Ausgleich der geotropischen Krümmung um so später erfolgt, je grösser die Dauer der vorausgegangenen geotropischen Induction war, und je näher die Ablenkungslage der Wurzel während der Inductionszeit der Lage maximaler Nachwirkung (135—157°) gelegen war. Die Zeitdauer der Induction aber bedingt, je längei sie währt, eine um so länger andauernde intensiver Neachwirkung.

Die vorstehende vergleichende tabellarische Uebersicht sagt uns nämlich, dass die Nachwirkung einstündiger Induction nur etwa sechs Stunden zunimmt, um dann sich zu vermindern, während die geotropische Nachwirkung 5—7 stündiger Induction 24 Stunden hindurch in ihrer vollen Höhe bestehen bleibt. Wir können somit sagen, dass die Intensität der geotropischen Nachwirkung zunimmt, sowohl mit der Zeitdauer der vorausgegangenen Induction, als auch mit der Grössenzunahme des vorhanden gewesenen Neigungswinkel. Da die Schnelligkeit des Ausgleiches der Krümmung durch Autotropismus von letzteren beiden Factoren in gleichem Maasse abhängt, so dürfen wir auch behaupten: eine geotropische Krümmung gleicht sich um so besser aus, je kleiner die vorhergegangene geotropische Induction war. Damit ist bereits gesagt, dass die Ausgleichung der Krümmung um so günstigere Bedingungen findet, je kürzer die Induction und je kleiner der Neigungswinkel war.

Wir sehen weiter, dass die Ausgleichsbefähigung nicht zu weite Grenzen hat. Die hohen Neigungswinkel auch bei mässig langer Inductionszeit, sowie die Mehrzahl der Versuchsobjecte, die lange geotropisch inducirt worden waren, sind nicht mehr im Stande, sich gerade zu strecken; sie bleiben theils auf einem kleineren Winkel, als er der Höhe der Nachwirkung entsprach, stehen, theils ändern sie den Winkel der Nachwirkung überhaupt nicht mehr. Aus unserer Tabelle erhellt auch, dass ein Ausgleich geotropischer Krümmung spätestens innerhalb 72 Stunden zur Vollendung gelangen muss; nach Verlauf dieser Zeit bleibt die Wurzel in der Krümmung, welche sie zuletzt angenommen hatte. Drei Tage sind somit die zeitliche Grenze. Die Beobachtung lehrt nun, dass nach dieser Frist das normale Wachsthum einer eben angelegten Querzone von Keimwurzeln vollkommen erloschen ist, so dass nach dieser Zeit keine Aenderung der Richtung dieses Theiles mehr erfolgen kann, weil die Richtung bereits durch Abschluss des Wachsthums vollkommen fixirt ist. Es liegt nahe, das Ende der Ausgleichsvorgänge an unseren geotropisch gekrümmten Keimwurzeln damit in Zusammenhang zu bringen, dass nach Ablauf von drei Tagen vollständige Fixation der gekrümmten Region durch Abschluss der grossen Wachsthumsperiode innerhalb derselben erreicht ist.

Die Sache ist leicht verständlich, wenn wir an ein concretes einfaches Beispiel anknüpfen. Denken wir uns eine Wurzel, welche sich eben geotropisch zu krümmen beginnt. Die Wachsthumszone sei 10 mm lang, wie es meist wirklich der Fall ist; der Hauptzuwachs betrifft die Zone der ersten 5 mm. Die geotropische Krümmung habe ihren Sitz im zweiten und dritten Millimeter von der Spitze aus gerechnet (Marke II, III). Durch die Untersuchungen von Sachs[1]) wissen wir, dass ungefähr die stärkste Krümmung diese Querzonen des Zuwachsmaximums betrifft. Der 24stündige Zuwachs betrage 10 mm, und zwar für die einzelnen Zonen 0, 3, 4, 2, 1, 0, 0, 0, 0 mm, was bei mässig hoher Temperatur (ca. 15 ^{0}) für Keimwurzeln von Faba, Lupinus, Pisum annähernd stimmt. Taf. X, Fig. 9a stellt diese Verhältnisse im Schema dar. Wie unter den willkürlich festgesetzten Vegetationsbedingungen die Wurzel sich nach Verlauf von 24^{h} präsentirt, erläutert Fig. 9b. Wir sehen die Krümmung auf die Länge der gesammten Zuwachsregion ausgedehnt. Alle gekrümmten Querschnittszonen sind mithin noch wachsthumsfähig. Dagegen nach 48 Stunden (Fig. c) dehnt sich in Folge neuerlichen Zuwachses um 10 mm die gekrümmte Region bereits auf 20 mm aus; es entfallen wieder nur 5 mm auf die wachsthumsfähige Zone. Mithin sind bereits 15 mm der Krümmungsregion nicht mehr wachsthumsfähig. Nach Verlauf von 72$^{h.}$, zeigt Fig. d, dass von dem 30 mm langen geotropisch gekrümmten Antheil nur mehr 5 mm wachsthumsfähig ist, also nur $^{1}/_{6}$ hiervon für das Längenwachsthum in Betracht kommt. Es sind nach drei Tagen mithin $^{5}/_{6}$ der gekrümmten Zone nicht mehr wachsthumsfähig. Die Zahlen dieses Beispiels sind wohl vereinfacht, doch liegen sie von der Wirklichkeit nicht fern, und man kann ihre Relationen auf die thatsächlich vorkommenden Fälle ohne Weiteres übertragen. Die Ueberlegung, dass nach drei Tagen der weitaus grösste Theil einer geotropisch gekrümmten Wurzelregion nicht mehr wachsthums- und bezüglich seiner Richtung nicht mehr veränderungsfähig ist; und dass andererseits ein Ausgleich geotropischer Krümmung durch Autotropismus ausserhalb dieser Frist nicht mehr vorkommt, spricht schon sehr dafür,

---

1) Sachs, Arbeiten d. bot. Instit. zu Würzburg, I. Bd., p. 454.

dass für die autotropischen Leistungen an Wurzeln keine anderen Wachsthumsvorgänge als die normalen, welche in der „grossen Wachsthumsperiode“ ausgedrückt erscheinen, in Betracht kommen.

Diese theilweise bloss theoretisch begründete Ansicht fand ich auch durch genaue messende Untersuchung vieler geotropisch gekrümmter Objecte, während des Krümmungsausgleiches, vollkommen bestätigt.

Die an der neutralen Flanke markirter Wurzeln vorgenommenen Messungen ergaben vollkommene Coincidenz des Aufhörens der Ausgleichsfähigkeit mit dem Ablauf der grossen Periode im Wachsthum der betreffenden Querschnittszone. Wir haben demnach nicht anzunehmen, dass beim Autotropismus irgendwelche Veränderungen im gesetzmässig vor sich gehenden Längenwachsthum im Spiele sind. Der Ausgleich einer geotropischen Krümmung erfolgt nur insoweit, als es das normale Längenwachsthum des Organs erlaubt.

Es handelt sich weiter um die Frage, wie sich das Längenwachsthum an der Convexseite einer geotropisch gekrümmten Wurzel zu dem an der Concavseite verhält, während sich die Krümmung durch Autotropismus ausgleicht. Ich versah zu diesem Zwecke Keimwurzeln, die geotropisch gekrümmt waren und zu diesen Wachsthumsbestimmungen während der Ausgleichung ihrer Krümmung dienen sollten, an Convex- und Concavseite mit Tuschemarken, und stellte mittels Messung mit Horizontalmikroskop den Zuwachs einer jeden Theilstrecke an Convex- und Concavseite fest. Ein merklicher Unterschied der Längenzunahme einer Theilstrecke an ihrer Convex- und Concavseite war jedoch nicht zu constatiren während der ganzen Zeitdauer, binnen welcher beide Flanken gleiche Länge annahmen und die Wurzel sich in Folge dessen gerade streckte. Dieses Ergebniss schliesst zwei Möglichkeiten in sich. Entweder muss fortgesetztes gleiches Längenwachsthum an einem geotropisch gekrümmten Organ im Stande sein, schliesslich ebenso eine Geradestreckung der gekrümmten Region herbeizuführen, wie wenn an der Concavseite ein rascheres Wachsthum, als an der Convexseite eingesetzt hätte; oder es findet trotz des Messungsbefundes thatsächlich an der Concavseite eine geringe Wachsthumsbeschleunigung statt,

die sich der directen Beobachtung entzog, und deren blosser Enderfolg in dem Krümmungsausgleich zu Tage tritt.

Aus einer einfachen Ueberlegung ergiebt sich in der That, dass der Eintritt gleichmässigen Längenwachsthums an Convex- und Concavseite einer gekrümmten Region ausgleichend wirken muss, aber für sich allein das Verschwinden der geotropischen Krümmung nicht erklären kann.

Taf. X, Fig. 10 stelle eine geotropische Krümmungszone einer um 90° gekrümmten Keimwurzel dar. Die Krümmung sei, nicht wie in der Natur, in verschiedenen Querschnittszonen nach verschiedenem Krümmungshalbmesser vollzogen, sondern der Krümmungsradius sei überall derselbe, die Krümmung also kreisbogenförmig. AB sei die Convexkante, EF die neutrale Achse, CD die Concavkante. Der Krümmungsradius der Convexkante sei doppelt so gross, als der der Concavkante (4 cm und 2 cm), die Dicke der Wurzel somit 2 cm. Sämmtliche Querschnittszonen seien in gleichem Maasse wachsthumsfähig. Würde die Krümmung, wie sie ist, bestehen bleiben, so müsste sich das Längenwachsthum an Convex- und Concavseite verhalten, wie die entsprechenden Bogenlängen oder Viertelkreise, also wie 2 : 1. Nehmen wir dagegen an, Convex- und Concavseite wüchsen von einem gegebenen Momente an nicht in dem Verhältnisse 2 : 1, sondern gleichstark, so wird sich wohl der zu AB und CD zugehörige Winkel, als auch das Längenverhältniss $\frac{AB}{CD} = \frac{2}{1}$ ändern müssen. Hätten sich beide Strecken um den Betrag 1 verlängert, so wird sich die Convexseite zur Concavseite wie $\frac{3}{2}$ verhalten müssen, und nicht mehr wie $\frac{2}{1}$. Ihr Längenverhältniss wird sich, percentarisch ausgedrückt, nicht mehr auf $\frac{100}{50}$, sondern auf $\frac{100}{66}$ stellen. Der Winkel der Krümmungsregion gleich 90° war früher durch das Verhältniss der Bogenlängen $2\,\pi : \pi$ gegeben (wenn $\pi = \frac{U}{4}$ eines Kreises vom Radius 2). Das neue Verhältniss ist $3\,\pi : 2\,\pi$, was einem Winkel von 135° entspricht. Somit hat sich die Krümmung um 45° der geradgestreckten Lage (180°) genähert. Eine frühere Betrachtung lehrte, dass die Zone der stärksten Krümmung sich binnen 48 Stunden etwa auf die zehnfache Länge ausgedehnt, worauf sie ihre grosse Wachsthums-

periode abschliesst und sich nicht mehr auszugleichen vermag. Auf die Verhältnisse in Taf. X, Fig. 10 übertragen, könnte durch allseitig gleiches Längenwachsthum die auf das zehnfache verlängerte Krümmungszone sich soweit ausgeglichen haben, dass ihr Winkel dem Verhältniss $\frac{11}{10}\pi$ entspricht, d. h. 99°. Die geotropische Krümmung beträgt somit noch 9°, die Längendifferenz von Convex- und Concavseite noch 10%.

Durch allseitig gleiches Längenwachsthum ist somit ein vollständiger Krümmungsausgleich, der mit einer ziemlichen Schnelligkeit vor sich geht, nicht zu erreichen. Innerhalb der Frist, die durch die begrenzte Wachsthumsfähigkeit der Krümmungszone gegeben ist, kann die Annäherung an die Gerade, welche das allseitig gleiche Wachsen mit sich bringt, nicht soweit gediehen sein, dass die geotropische Krümmung wieder verschwunden ist. Es muss auf jeden Fall die einstige Concavseite rascheres Wachsthum einschlagen, als die Convexseite, damit die Krümmung wieder ausgeglichen wird. Hierzu ist aber eine durch die autotropischen Eigenschaften des Organs gegebene Reaction nöthig, die eine Wachsthumsdifferenz setzt, analog wie sie bei einer Krümmung durch äussere Richtkräfte stattfindet. Es ist deshalb der autotropische Ausgleich von Krümmungen nicht, wie Klercker[1]) meint, als nothwendige mechanische Folge der gegebenen Action aufzufassen, sondern wir haben in dem Krümmungsausgleich eine davon unabhängige, neue Reaction der Pflanze auf die geschehene äussere Einwirkung zu erblicken.

Die Ansichten, zu welchen mich die bisher behandelten Untersuchungen an geotropisch gekrümmten Wurzeln betreffs der Natur des Autotropismus in diesem Falle geführt hatten, fanden Bestätigung durch Versuche, die ich an künstlich in der Zone des stärksten Wachsthums gekrümmten Wurzeln vornahm. Die künstliche Krümmung wurde dadurch hervorgerufen, dass ich über die Spitze des Organs ein beiderseits offenes, entsprechend weites, sehr dünnwandiges Glasröhrchen schob, dem ich in der Mitte eine winkelige Biegung ertheilt hatte. Die Röhrchen

1) John af Klercker, Ueber caloritropische Erscheinungen bei einigen Keimwurzeln. Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar, 1891, No. 10, Stockholm, p. 778.

waren etwa 4 mm lang. In dieselben liess ich nun die Wurzeln auf dem Klinostaten hineinwachsen. Vermöge ihrer hervorragend plastischen Eigenschaften wächst die Wurzelspitze leicht in der aufgezwungenen Weise weiter, ganz ähnlich wie wir es bei unseren Versuchen über die geotropische Empfindlichkeit der Wurzelspitze mittels Glaskäppchen fanden. Sobald die Wurzel das Röhrchen durchwachsen hatte, wurde das letztere entfernt. Die Wurzel hatte nun eine der geotropischen Krümmung nicht ganz unähnliche Ablenkung innerhalb der Zone des stärksten Zuwachses erfahren. Diese aufgezwungenen Krümmungen sah ich nun nach denselben Gesetzen sich ausgleichen, wie sie für die Ausgleichung geotropischer Krümmungen sich ergeben hatten. Die autotropischen Vorgänge sind für den Ausgleich von Reizkrümmungen und rein mechanisch hervorgerufenen Ablenkungen vollkommen identisch. In allen Fällen sucht sich die Wurzel durch eine entgegengesetzte Wachsthumsdifferenz an Concav- und Convexseite wieder gerade zu strecken; es ist der Autotropismus stets das Bestreben, die frühere geradlinige Wachsthumsrichtung wieder herzustellen.

Es bleibt aber noch die Frage offen: wodurch wird die autotropische Function dirigirt? Giebt es analog der Spitzenempfindlichkeit für äussere richtende Reize eine besondere Localisation der autotropischen Sensibilität, oder sind alle wachsenden Theile gleichmässig für den Reiz zur Geradestreckung empfindlich? Versuche mit geotropisch gekrümmten, hernach decapitirten Wurzeln bezüglich Constatirung eines etwaigen Einflusses der Wurzelspitze auf die autotropische Reaction sind nur theilweise verwerthbar. Man darf nur kleine Krümmungswinkel nehmen. Grössere Winkel können nicht untersucht werden, weil das retardirte Längenwachsthum decapitirter Wurzeln von grossem Einfluss auf die Raschigkeit des Ausgleichungsvorganges ist, und andererseits nach 48—72 Stunden erfolgende Ausgleichung zur Klärung der Sachlage nicht benutzt werden kann, indem zu dieser Zeit bereits Regeneration der abgeschnittenen Wurzelspitze stattfindet. Kleine Winkel werden allerdings auch binnen 24 Stunden trotz nachträglicher Entfernung der Spitze wieder ausgeglichen. Man kann demnach keine besondere Function der Wurzelspitze für die autotropische Action annehmen.

In dem Eingangs erwähnten Versuche an Helianthus sah Vöchting mehrere der untersuchten Wurzeln die Form einer doppelt gebrochenen Linie annehmen. Die geotropische Krümmung wurde zwar nicht ausgeglichen, aber es nahm in Folge neuer Krümmung das fortwachsende Wurzelende die frühere Wachsthumsdirection wieder auf. Ein regelmässiges Vorkommen dieser eigenthümlichen Verhältnisse konnte ich trotz der sehr grossen Zahl meiner Versuchsobjecte nicht constatiren. Ich sah wohl in seltenen Fällen an mangelhaft wieder ausgeglichenen Wurzeln eine schwach S-förmige Biegung, wage es aber nicht zu entscheiden, ob nicht hierbei zufällige Erscheinungen, bedingt durch kleine leicht eintretende Versuchsfehler, im Spiele waren (Hydrotropismus?).

Künstlich auf mechanischem Wege gekrümmte Wurzeln wachsen stets in der gegebenen Richtung weiter. Wenn man Wurzeln durch gebogene Glasröhren lenkt, oder wenn man sie mechanisch gebogen eingypst, so dass nur ihre Spitze frei bleibt, so sieht man den von da ab erfolgenden Zuwachs in der der Spitze künstlich ertheilten Richtung sich anreihen. Um dem Einwand zu entgehen, dass doch vorausgegangene Induction hauptsächlich durch die Schwerkraft mitdirigire, nahm ich auch solche Wurzeln in Untersuchung, welche auf dem Klinostaten aus dem keimenden Samen hervorgegangen waren. Sie verhielten sich aber ebenso. Decapitirte Wurzeln verhalten sich bezüglich der Wachsthumsrichtung nicht im geringsten verschieden. Ein Einfluss der Spitze liegt demnach nicht vor. Bestimmend für die einzuschlagende Richtung kann also nur die Lage der jüngsten Querschnittszonen der Wachsthumsregion sein. Um zu entscheiden, ob der richtende Einfluss nur den sich bereits streckenden Zellen zukomme, oder ob schon die allerjüngsten eben in Theilung begriffenen Zellen im Meristem des Vegetationskegels durch ihre Lage auf die dem Organ zu verleihende Richtung einwirken, nahm ich noch folgenden Versuch vor. Keimwurzeln wurden in übergeschobene Glasröhrchen eingeschlossen, so dass die ganze Wurzel bis auf die vordersten 2 mm geradlinig fixirt war und sich nicht ausbiegen konnte. Der erste Millimeter der freigelassenen Spitze kam seinerseits in eine entsprechend geformte Glashaube, welche an einem Korke

vor der Wurzel angebracht war, und die 1 mm lange Spitze unbeweglich in der Richtung der Längsachse des Organs fixirte. Somit blieb nur 1 mm zwischen Glasröhre und Häubchen frei. Die ganze Vorrichtung befand sich am Klinostaten, um einseitige Schwerkraftwirkung zu eliminiren. Indem die Wurzel in die Länge wuchs, und sie nirgends anderswo als in der freigelassenen 1 mm langen Strecke sich ausbiegen konnte, so entstand an dieser Stelle eine umschriebene Verbiegung der Wurzel, während die anderen Theile in der fixirten geradlinigen Lage verbleiben mussten. Nach 18—24 Stunden befreite ich die Wurzeln aus ihren Glashüllen. Die übergeschobene Röhre musste durch behutsames Zertrümmern entfernt werden. Nun hatte ich die Zone der maximalen Zellstreckung (2—4 mm von der Spitze entfernt) in einer ganz anderen Richtung abgelenkt, als diejenige es war, in welcher die allerjüngsten Theile des Zuwachses der Wurzel standen. Letztere Theile hatten ja dieselbe Richtung, wie die älteren nicht mehr wachsenden Regionen, während die Zone der maximalen Zellstreckung aus dieser Richtung, fast rechtwinkelig, sich herausgebogen hatte. Das Resultat des ferneren Versuchsverlaufes war, dass sich die Ausbiegung in Folge autotropischer Reaction wohl etwas änderte, jedoch bestehen blieb, während der neue Zuwachs in der der Spitze verliehenen Wachsthumsrichtung erfolgte.

Man muss daher annehmen, dass der die geradlinige Wachsthumsrichtung bewirkende Einfluss seinen Sitz in den jüngsten vorhandenen Querschnittszonen hat. Er bestimmt die Richtung des Zuwachses derart, dass letzterer rechtwinkelig auf den jüngsten Querschnitt erfolgt. Vorhandensein der Wurzelspitze ist nicht hierzu nothwendig. Die Richtung des Längenwachsthums decapitirter Wurzeln wird eben von der Lage der jüngsten noch vorhandenen Querschnittszonen bestimmt.

Der von Vöchting aufgefundene Vorgang des Ausgleiches geotropischer Krümmung ist mit dem Ausgleich künstlich erzeugter Krümmung identisch. Diese Erscheinung ist aufzufassen als eine Reaction, durch die Eigenrichtung bedingt (Autotropismus). Die autotropische Reaction hat zum Ziele, das Organ wieder

in seine geradlinige Wachsthumsrichtung zurückzulenken. Die Perception autotropischer Reizung ist keine ausschliessliche Function der Wurzelspitze. Es wohnt vielmehr sämmtlichen jugendlichen, wachsenden Querschnittszonen die Eigenschaft inne, den an sie angereihten neuen Zuwachs rechtwinkelig auf den jüngsten vorhandenen Querschnitt zu stellen und somit die geradlinige Wachsthumsrichtung der Wurzel zu veranlassen.

2. *Autotropismus an Keimstengeln und Grasknoten.*

Die autotropischen Vorgänge an Keimstengeln studirte ich ausführlich am Hypokotyl von Helianthus annuus. Vöchting[1]) hatte bereits den Ausgleich von geotropischer Krümmung an Laubsprossen von Saponaria, Phlox, Veronica und Helianthus constatiren können.

Weil das Hypokotyl von Helianthus geotropisch sehr empfindlich ist, und ein lange andauerndes, ausgiebiges Längenwachsthum besitzt, erzielt man daran sehr rasch entstehende geotropische Krümmungen, welche sich sehr leicht wieder ausgleichen. Ich sah Keimstengel, welche 12 Stunden hindurch der einseitigen Wirkung der Schwerkraft ausgesetzt waren, binnen 12stündiger Rotation auf dem Klinostaten ihre geotropische Krümmung vollständig wieder verlieren. Dauerte aber die geotropische Induction länger an, so währte es 1—2 Tage, ehe die Krümmung wieder verschwand.

Die Vorgänge, die sich während der Geradestreckung vollziehen, entsprechen vollkommen dem Autotropismus von Keimwurzeln. Gerade so wie bei letzteren gleicht sich die Krümmung durch eine entgegengesetzte Differenz des Längenwachsthums an Stelle der früheren wieder aus. Die Elimination der einseitigen Schwerkraftwirkung bewirkt eben auch hier den normalen autonomen Gleichgewichtszustand, welcher bei allseitig gleichem Längenwachsthum des Organs erreicht ist und dadurch die gerade Richtung des Hypokotyls wieder herstellt.

---

1) Vöchting, l. c., p. 182.

Elfving[1]) fand an Grasknoten das merkwürdige Verhalten auf, dass Knoten, welche in der verticalen Lage des Stengels befindlich ihr Längenwachsthum bereits vollkommen abgeschlossen haben, von neuem zum Wachsen gebracht werden können, wenn man sie auf dem Klinostat in horizontaler Lage dreht. Durch die Eliminirung einseitiger Schwerkraftwirkung an horizontal gelegten Knoten, wird das Längenwachsthum von neuem hervorgerufen, so dass wiederum eine grosse Wachsthumsperiode während der Rotation durchlaufen werden kann.

Wenn man einen ausgewachsenen Grasknoten frei horizontal legt, so krümmt er sich bekanntlich geotropisch, indem durch den Einfluss der Schwerkraft die Unterseite durch Wachsthum verlängert wird, die Oberseite sich aber verkürzt. Bringt man nun den geotropisch gekrümmten Knoten horizontal auf den Klinostaten, so wird durch die allseitig vertheilte Schwerkraftwirkung Wachsthum längs der ganzen Peripherie ausgelöst, welches so lange andauert, bis die grosse Wachsthumsperiode des Knotens wieder durchlaufen ist. Hierzu kommt nun freilich die autotropische Reaction, welche mit einer der früheren geotropischen entgegengesetzten Wachsthumsdifferenz verbunden ist. Auf diese Weise kommt auch an geotropisch gekrümmten Grasknoten durch Autotropismus ein Ausgleich der Krümmung zu Stande. Die Grenzen des Ausgleichungsvermögens sind auch hier durch die Grenzen der grossen Periode des Längenwachsthums der gekrümmten Flanke gegeben wie an Wurzeln und Stengeln. Sobald während der geotropischen Krümmung oder erst während des Ausgleichungsvorganges eine Flanke des Knotens ihr Längenwachsthum nach Durchlaufen der grossen Periode vollendet hat, ist natürlich auch durch die autotropische Wachsthumsbeschleunigung der Gegenseite ein weiterer Ausgleich der Krümmung nicht mehr erzielbar.

Weil sich die grosse Wachsthumsperiode an Grasknoten relativ sehr langsam abspielt, so nehmen die Ausgleichungsvorgänge ziemlich lange Zeit in Anspruch. Die hierdurch nöthige lange Versuchsdauer wird andererseits wieder dadurch beschränkt,

---

1) Elfving, Verhalten der Grasknoten am Klinostat. Öfversigt af finska Vet. Soc. Förhandlingar Bd. 26 (1884), p. 107.

dass man bei der grossen geotropischen Empfindlichkeit der Grasknoten nur mit kleinen Winkeln, also auch kleinen Wachsthumsdifferenzen zu arbeiten braucht. Bei den Versuchen ist vor Allem nur darauf zu achten, dass man möglichst gleiche Individuen von derselben Altersstufe miteinander vergleicht. Um von trotzdem unvermeidlichen individuellen Verschiedenheiten absehen zu können, muss man auch sehr viele Exemplare zum Vergleich heranziehen, da es sich immer wieder herausstellt, dass die geotropische Reaction bei den einzelnen Objecten nicht gleich ausfällt.

Die Inductionsdauer der Versuchsobjecte betrug meist sechs Stunden, welche Zeit bei 18—20° C. Temperatur hinreicht, um eine deutliche geotropische Krümmung und eine bedeutende Nachwirkung während der Rotation der Knoten am Klinostaten auszulösen. Die Neigungswinkel, unter denen die Knoten aufgestellt waren, wurden stets gleich gewählt und zwar: Horizontallage 60° und 30° über und unter der Horizontalen. Die Winkelmessungen an den gekrümmten Objecten lassen sich ohne Mühe mit grosser Genauigkeit mittelst Transporteur vornehmen. Durchschnittszahlen aus einer Anzahl (10) Versuchsreihen, welche Knoten von Secale betreffen, stelle ich in untenstehender Uebersicht zusammen. Die Knoten waren erwachsenen Halmen, deren Aehren im Aufblühen begriffen waren, entnommen und standen zwischen dem dritten und vierten Internodium, von der Halmbasis aus gezählt.

Neigungswinkel	Nach 6 stünd. Induction	Winkel nach							
		24 h.	36 h.	48 h.	60 h.	3 D.	4 D.	5 D.	6 D. 7 D. 8 D. Rotation
über d. Horizont. 60°	3°	8°	8°	8°	8°	7°	6°	5°	Ausgleich nach 9 Tagen
über d. Horizont. 30°	5°	11°	12°	16°	—	14°	12°	11°	Ausgleich nach 12 Tagen
Horizontal	7°	8°	9°	9°	—	8°	7°	7°	Ausgleich nach 10 Tagen
unter d. Horizont. 30°	6°	8°	9°	9°	9°	7°	4°	4°	Ausgleich nach 8 Tagen
unter d. Horizont. 60°	2°	4°	—	5°	—	5°	5°	4°	Ausgleich nach 7 Tagen
		Nachwirkung			Ausgleich				

Es ist hieraus zu ersehen, dass die geotropische Nachwirkung eine Zunahme der Krümmung bedingt, welche durchschnittlich nach 48 Stunden nach Beginn des Versuches ihren Höhepunkt erreicht. Von dieser Zeit an tritt aber nun in allen Fällen eine Verminderung des Krümmungswinkels ein, welche zwar sehr langsam, doch fast stetig die Richtung des Organs jeden Tag um 1—2° der geraden Linie näher bringen. Dieser Krümmungsausgleich vollzieht sich in Folge des geringen Längenwachsthums der Knoten natürlich sehr langsam. Ich sah mehrmals, dass erst in 14—17 Tagen die gerade Richtung vollständig wieder erreicht war. Es ist dies kein anderes Verhältniss als jenes, unter dem sich die Grasknoten auch geotropisch krümmen. Horizontal gelegte Grasknoten kann man ebenfalls 14 Tage lang beobachten, ohne dass ein stabiler Krümmungszustand erreicht worden ist. Der geotropische Winkel nimmt noch fortwährend Tag für Tag zu. Es gehen eben an den Knoten beiderlei Richtungsänderungen langsam vor sich.

Wie schon erwähnt, ist der autotropische Krümmungsausgleich an Grasknoten durchaus analog den entsprechenden früher besprochenen Vorgängen an Wurzeln und Keimstengeln und ist nur durch den naturgemäss langsameren Verlauf ausgezeichnet. Der Ausgleich ist ebensowenig wie dort eine nothwenige Folge der vorausgegangenen Krümmung, sondern schliesst eine neue Reaction der Pflanze in sich, die eine der früheren entgegengesetzte Wachsthumsdifferenz an Concav- und Convexseite des Knotens bedingt. Nach Massgabe des noch möglichen Längenwachsthums an beiden Flanken wird die Ausgleichung der geotropischen Krümmung vollzogen.

Der Ausgleich geotropischer Krümmung an orthotropen Organen, den wir nach Eliminirung äusserer richtender Ursachen beobachten, ist somit nur als Theilerscheinung des Bestrebens aufzufassen, unter Ausschaltung äusserer Richtkräfte die bestimmte geradlinige Wachsthumsrichtung als eigenthümliche Gleichgewichtslage zu erreichen. Um in diese Gleichgewichtslage zu gelangen, muss das Organ mittelst der autotropischen Action die Krümmung ausgleichen, was natürlich nur möglich

ist, insolange die gekrümmte Region wächst. Solange es aber angeht, sucht das Organ die gerade Richtung wieder einzunehmen, weil eben dieselbe die Gleichgewichtslage unter Ausschaltung äusserer Richtkräfte bildet. Der Ausgleich der geotropischen Krümmung ist eine nothwendige Folge davon.

Es wurde schon Eingangs hervorgehoben, dass der Autotropismus nicht nur die Richtung der orthotropen Hauptachsen mitbestimmt, sondern dass auch die seitlichen Organe mit dieser Eigenschaft begabt sind und dass sie derselben nicht nur ihre geradlinige Wachsthumsrichtung, sondern auch ihren bestimmten Eigenwinkel verdanken, den sie unter Eliminirung äusserer Richtkräfte mit der Hauptachse bilden. Diese Verhältnisse sollen nun im Folgenden noch auseinandergesetzt werden.

B. Radiär-plagiotrope Organe.

Die Untersuchungen beziehen sich nur auf Nebenwurzeln. Die transversal-geotropischen Rhizome, deren Richtungsverhältnisse in sehr naher Beziehung zu dem Plagiotropismus der Nebenwurzeln stehen, konnten vorläufig noch nicht berücksichtigt werden.

Die Methoden, die ich bei Kultivirung der Nebenwurzeln anwendete, waren im Wesentlichen die von Sachs[1]) angegebenen. Als Versuchsobjecte dienten Vicia Faba, Cucurbita Pepo, Phaseolus multiflorus. Die Keimwurzeln wurden behufs Sichtbarmachung der Seitenwurzeln in den von Sachs beschriebenen Keimkästen mit gläsernen Seitenwänden gehalten. Da wir durch Stahl[2]) wissen, dass durch Belichtung und Temperaturwechsel Aenderungen des geotropischen Grenzwinkels an Nebenwurzeln vor sich gehen, wurde möglichst darauf gesehen, die Temperatur constant und Lichtabschluss (mittelst Dunkelschrank) aufrecht zu erhalten. Die Versuche am Klinostaten mussten zum Theil im feuchten Raum vorgenommen werden.

Die Thatsache, dass sich Nebenwurzeln unter normalen Verhältnissen in einen bestimmten „Grenzwinkel" zur Mutterachse

1) Sachs, Arbeiten d. botan. Instit. z. Würzburg, I. Bd. Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln, II. Abhandlung, p. 605 (1874).

2) Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus. Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch., II. Bd. (1884), p. 383.

stellen, nachdem sie aus letzterer hervorgebrochen sind, ist bekanntlich von Sachs auf Geotropismus zurückgeführt worden, indem gezeigt wurde, dass unter Eliminirung einseitiger Schwerkraftwirkung die Nebenwurzeln einen anderen grösseren Winkel („Eigenwinkel") mit der Hauptwurzel bilden als unter normalen Bedingungen. Während die Hauptwurzeln vermöge ihrer geotropischen Eigenschaften die verticale Lage einzunehmen bestrebt sind, ist der geotropische Gleichgewichtszustand an Nebenwurzeln eben durch die Erreichung des „geotropischen Grenzwinkels" hergestellt. Diese Differenz zwischen Haupt- und Seitenwurzeln ist durch die specifische Reactionsfähigkeit dieser Organe gegen die Einwirkung der Schwerkraft gegeben. Wie bereits Sachs fand, ist bei derselben Pflanzenart der geotropische Grenzwinkel an verschiedenen gleich gehaltenen Individuen oft ziemlich verschieden gross; ja selbst die aus einer einzigen Hauptwurzel entspringenden Seitenwurzeln haben meist verschieden grossen Grenzwinkel. Gewöhnlich ist der Grenzwinkel bei den oberen Seitenwurzeln grösser. Die aus dem Hypokotyl von Faba, Phaseolus entspringenden Nebenwurzeln laufen oft vollkommen horizontal, d. h. ihr Grenzwinkel beträgt 90°. Dies letztere Verhältniss ist durchaus kein anderes, als der Geotropismus von horizontal im Boden laufenden Rhizomen, der nach Frank[1]) bekanntlich als Transversalgeotropismus bezeichnet wird. Wir können mit eben demselben Rechte auch den Nebenwurzeln Transversalgeotropismus zuschreiben, wenn wir damit ausdrücken wollen, dass die geotropische Gleichgewichtslage dieser Organe nicht mit der Verticalen zusammenfällt, sondern gegen das Loth mehr oder weniger bis zu 90° geneigt ist. Auch sind an Nebenwurzeln stets zahlreiche Uebergangsstufen aus der rein horizontalen Gleichgewichtslage, wie sie den transversalgeotropischen Rhizomen zukommt, in stärker geneigte Lagen anzutreffen. Principiell besteht zwischen der horizontalen geotropischen Gleichgewichtslage („Transversalgeotropismus" von Frank) und der Plagiotropie der Nebenwurzeln kein Unterschied, sondern nur graduell.

So wie eine Hauptwurzel unter dem Einfluss der Schwerkraft stets in ihre verticale Lage zurückkehrt, so gehen auch die

---

1) Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, 1870.

Seitenwurzeln, wenn sie abgelenkt wurden, aus allen möglichen Stellungen in ihren Grenzwinkel gegen die Lothlinie zurück. Sie sind eben, wie die Hauptwurzeln, radiäre, allseits gleich reagirende Organe. So fand Sachs, dass die Nebenwurzeln, nachdem man die Mutterwurzel umgekehrt hat, aus ihrer schief aufwärts gerichteten Lage sich herabkrümmen, so lange bis sie wieder ihren Grenzwinkel erreicht haben. In Versuchen, die ich mit vertical abwärts gekehrten Nebenwurzeln anstellte, sah ich dieselben durch Aufwärtskrümmung ihre normale geotropische Gleichgewichtslage erreichen, indem sie sich in den Grenzwinkel zur Verticalen stellten. So kehren sie auch aus jeder anderen Ablenkungslage wieder in den Grenzwinkel zurück. Sobald diese Stellung erreicht ist, wachsen die Seitenwurzeln ebenso geradlinig fort, wie die Hauptwurzeln in der verticalen geotropischen Gleichgewichtslage. Nach Elfving[1]) herrschen an den horizontal wachsenden Rhizomen von Heleocharis, Sparganium und Scirpus maritimus analoge Verhältnisse. Dieselben kehren ebenfalls immer wieder in ihre horizontale Gleichgewichtslage zurück, gleichviel ob man ihnen nach oben oder nach unten eine Neigung gegen die Horizontale gegeben hat. Auch diese Rhizome wachsen, sobald sie ihre Gleichgewichtslage wieder erreicht haben, geradlinig weiter.

Der geotropische Grenzwinkel der Nebenwurzeln ist an sich nicht direct abhängig von dem Zusammenhang des Seitenorgans mit der Mutterachse. Man kann Nebenwurzeln durch Abschneiden von der Hauptwurzel trennen (natürlich ohne sie aus ihrer Lage zu bringen) und beobachtet nach der Abtrennung keine Aenderung in der Richtung der Seitenorgane gegen die Verticale. Doch kann ein bestimmender Einfluss der Hauptachse auf die Lage der seitlichen Organe andererseits nicht geleugnet werden, wenn man sieht, dass unter Ausschaltung äusserer Richtkräfte die Nebenwurzeln einen bestimmten Eigenwinkel, der von 90° verschieden ist, mit der Hauptwurzel einschliessen. Auf den Winkel, unter dem die Seitenwurzeln aus dem Mutterorgan hervorwachsen, muss letzteres einen Einfluss ausüben.

Der Autotropismus an Nebenwurzeln bietet wesentlich dieselben Verhältnisse dar, wie wir sie an Hauptwurzeln und anderen

1) Fr. Elfving, Arbeiten des botan. Instit. zu Würzburg, Bd. 2, Heft 3 (1880), p. 489.

orthotropen Organen angetroffen haben. Auch da dirigiren autotropische Eigenschaften unter Ausschaltung sonstiger Richtkräfte die geradlinige Wachsthumsrichtung, gleichgültig, welche Lage das Organ gegen die Lothlinie einnimmt. Die Folge des Autotropismus ist auch hier, dass geotropische Krümmungen nach Massgabe des Längenwachsthums innerhalb der gekrümmten Strecke durch Autotropismus wieder ausgeglichen werden. Auch die Nebenwurzeln streben mit Zuhilfenahme der autotropischen Reaction wieder in die geradlinige Wachsthumsrichtung zurück, die ohne Rücksicht auf die Lage zur Verticalen die Gleichgewichtslage des Organs bei Ausschaltung äusserer Richtkräfte bildet. Die hierüber angestellten Versuche verliefen ganz ähnlich wie die an orthotropen Organen vorgenommenen, die oben geschildert wurden. Natürlich muss die geringere Länge der wachsenden Zone dem Ausgleichsvermögen engere Grenzen ziehen als an Hauptwurzeln, woselbst die wachsende Region fast zweimal so lang ist.

Der Autotropismus der Nebenwurzeln schliesst aber nicht nur die eben angegebene Eigenschaft in sich, unter Eliminirung äusserer Richtkräfte die geradlinige Wachsthumsrichtung anzustreben und beizubehalten, sondern er begreift auch in sich die eigenthümliche Wechselbeziehung zwischen Mutterachse und Seitenwurzel, vermöge der die Nebenwurzel bei Ausschaltung anderer richtender Einflüsse sich in dem specifischen Eigenwinkel, verschieden von 90°, zur Hauptwurzel stellt. Dies hat bereits Pfeffer[1]) als Folge der Eigenrichtung hervorgehoben, welche letztere nicht nur das geradlinige Wachsthum, sondern auch die Stellung der Seitensprosse zur Mutterachse bei Eliminirung äusserer Richtkräfte bestimmt.

Einige äussere Factoren besitzen die Eigenschaft, den geotropischen Grenzwinkel der Nebenwurzeln zu ändern. Sachs[2]) fand zuerst, dass Nebenwurzeln, die man einer stärkeren Centrifugalkraftwirkung unterwirft, ihren Grenzwinkel verkleinern. In Versuchen, die ich diesbezüglich unternahm, ergab sich durch eine Centrifugalwirkung von 38 g (g = Beschleunigung der Erd-

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, p. 286.

2) Sachs, Arbeiten d. botan. Instit. zu Würzburg, Bd. I, p. 606, 621 (1874)

schwere) eine Verkleinerung der Grenzwinkel um 20—30° innerhalb 12 Stunden. Die Hauptwurzel stand bei meinen Versuchen in der Richtung des Rotationsradius, mit ihrer Spitze gegen die Peripherie gewendet.

Sachs bewies mit diesen Versuchen vorerst die Empfindlichkeit der Seitenwurzeln für geotropische Reizung, und folgerte weiter aus den erzielten Resultaten, dass Seitenwurzeln schwächer geotropisch seien als Hauptwurzeln, weil die krümmende Wirkung der Fliehkraft an Nebenwurzeln schon unter grösseren Winkeln erlischt als bei Hauptwurzeln. Allein für die Annahme eines schwächeren Geotropismus für Nebenwurzeln als für Hauptwurzeln haben neuere Resultate keine weiteren Belege geliefert. Wir sahen auch bereits früher, dass die Reizschwelle für Centrifugalwirkung bei Nebenwurzeln etwa auf derselben Höhe liegt, wie bei Hauptwurzeln; und aus der Thatsache allein, dass Nebenwurzeln in Folge ihrer geotropischen Eigenschaften nicht, wie die Hauptwurzeln, vertical stehen, lässt sich noch nicht auf einen schwächeren Geotropismus schliessen.

Bei der Beurtheilung der Erscheinung, dass gesteigerte geotropische Reizung den Grenzwinkel der Seitenwurzeln vermindert, haben wir zu beachten, dass die Eigenschaften, sowie die Reactionsfähigkeit eines Organs stets von den äusseren Umständen abhängen[1]). Sie sind veränderlich mit der Variation der von aussen gebotenen Bedingungen. So kann sich die Reactionsfähigkeit von Nebenwurzeln gegenüber der Norm ändern, wenn wir die Seitenwurzeln starken Centrifugalkräften aussetzen. Es erklärt sich daraus möglicher Weise, warum der Grenzwinkel mit zunehmender Centrifugalwirkung sich verkleinert. Ein treffendes Beispiel für die Aenderung der Reactionsfähigkeit unter äusseren Einflüssen bietet das von Strasburger[2]) entdeckte Verhalten phototactisch reizbarer Schwärmsporen, deren Lichtstimmung mit Erhöhung der Temperatur gesteigert wird. Wenn Noll[3]) meint, dass die Verminderung des Grenzwinkels unter gesteigerter Schwerkraftwirkung einen Beweis dafür liefere, dass

1) Vergl. Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen. Sonderabdr. aus Verhandl. der Gesellsch. deutsch. Naturforscher, 1893, p. 88.

2) Strasburger, Wirkung des Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen, 1878, p. 56.

3) Noll, Heterogene Induction, 1892, p. 38.

der Grenzwinkel nicht unter ausschliesslich geotropischer Wirkung zu Stande kommt, so ist damit eben die Möglichkeit von ihm übersehen worden, dass die Reactionsfähigkeit der Nebenwurzeln gegen die Schwerkraft nicht unter allen Verhältnissen gleichbleibend sein muss. Verschiedene Reactionsfähigkeit vorausgesetzt, müsste die Schwerkraft unter normalen Verhältnissen eben die geotropische Gleichgewichtslage im „geotropischen Grenzwinkel" bedingen, während sich bei gesteigerter Centrifugalkraft die Disposition der Nebenwurzeln so ändert, dass die Gleichgewichtslage eine andere wird. Diese Voraussetzung bedingt durchaus nicht ein stetes Fortschreiten der Verminderung des Grenzwinkels mit Steigerung der Centrifugalwirkung. Es wäre auch denkbar (was allerdings nicht beobachtet wurde), dass von einem bestimmten Stärkegrade der Centrifugalwirkung an der Grenzwinkel wieder zunimmt. Das Verhalten hätte Analoga in anderen Reizvorgängen.

Die anziehende Wirkung der Aepfelsäure auf Samenfäden verwandelt sich nach Pfeffer[1]) bei höheren Concentrationen in eine abstossende Wirkung. Pfeffer macht auch aufmerksam auf das ähnliche Verhalten der Schwärmsporen bei steigender Beleuchtung und gewisser Protozoen bei steigender Partiärpressung des Sauerstoffes im Wasser. In allen diesen Fällen ändert sich das reizauslösende Agens qualitativ nicht, während sich die Reizstimmung der Versuchsobjecte ändert.

Ausser der Annahme einer Aenderung der Reactionsfähigkeit der Nebenwurzeln gegenüber gesteigerter Schwerkraftwirkung bleibt allerdings ebenso gut noch die Möglichkeit offen, dass irgend eine andere Richtkraft dem Geotropismus entgegenwirkend die Wurzel in der Lage des Grenzwinkels festhält; und dass mit einer Steigerung der Centrifugalwirkung der Geotropismus überwiegt.

Aehnliche Verhältnisse, wie sie Centrifugalwirkung an Nebenwurzeln erzeugt, beobachten wir bekanntlich nach Abtragung der Spitze der Hauptwurzel. Sachs (l. c.) gab zuerst an, dass sich dann die untersten Nebenwurzeln stärker nach abwärts krümmen, als die Lage des normalen geotropischen Grenzwinkels es ver-

---

1) Pfeffer, Locomotor. Richtungsbewegungen. Untersuchungen aus dem botan. Instit. zu Tübingen, Bd. I, p. 386 (1884).

langt. Es ist dies ein ganz analoges Verhalten, wie es Seitenzweige gewisser Coniferen nach Beschädigung des Gipfelsprosses zeigen, indem sie sich aufrecht stellen und orthotrop werden. Auch da könnte durch die gesetzte Verwundung die Reactionsfähigkeit der untersten Nebenwurzeln derart beeinflusst werden, dass sie sich stärker als sonst geotropisch nach abwärts krümmen. Es scheint, als ob dies nur in der verticalen Lage der Hauptwurzel geschehen würde. Denn wenn ich die Hauptwurzel nach Abtragung ihres untersten Theiles horizontal so aufstellte, dass die untersten Nebenwurzeln etwa in die Neigung des Grenzwinkels kamen, so krümmten sich die letzteren nicht nach abwärts, sondern wuchsen in der gegebenen Richtung weiter, ohne ihren Grenzwinkel zu ändern.

Vierter Abschnitt. Zusammenfassung.

1. Bei Wurzeln geschieht die Perception des geotropischen Reizes in der Regel durch die Wurzelspitze. In allen zur Untersuchung gelangten Fällen liess sich unzweifelhaft feststellen, dass nur die 1,5 bis 2 mm lange Wurzelspitze (die Haube nicht eingerechnet) geotropisch sensibel ist, während die übrigen Theile der Wurzel nicht befähigt sind, geotropische Reizung zu empfinden. Die Wurzel besitzt somit innerhalb ihrer äussersten Spitze ein localisirtes Empfindungsvermögen für geotropischen Reiz. Die Ausführung der geotropischen Krümmung aber findet in einer von der sensiblen Zone entfernten Region statt, nämlich in der Zone des stärksten Längenzuwachses. Der Anstoss zur Ausführung der geotropischen Reaction muss daher von dem Orte der Reizperception rückwärts geleitet werden, bis in die Krümmungsregion, wo die auf den ausgeübten geotropischen Reiz folgende Reizbewegung auftritt.

Zur Sicherstellung dieser Thatsachen genügt die Methode des queren Abschneidens der Wurzelspitze noch nicht allein. Es kommen nach der Operation zu dem Ausfall der sensiblen Function der Spitze noch die Erfolge, welche der gesetzte Verwundungsreiz auf die Wurzel ausübt. Die Versuche Rothert's zeigten, dass Decapitirung der heliotropisch empfindlichen Keimblätter von gewissen Gramineen Verlust der Sensibilität des Stumpfes

bewirkt, dessen wachsende Region am normalen Keimling heliotropisch sensibel ist. Es ist der Verlust der Sensibilität in diesen Fällen ein Erfolg des Verwundungsreizes. Dabei hemmt aber der Wundreiz durchaus nicht die mechanische Ausführung eines bereits inducirten Reizvorganges. Die Decapitirungsmethode ist daher nicht einwandfrei zu nennen.

Unzweideutige und sichere Ergebnisse erhält man dagegen mittels der von mir angegebenen Methode des Abbiegens der Wurzelspitze, indem man die Wurzel in kleine gebogene Glaskäppchen hineinwachsen lässt. Man vermag an derartigen Präparaten die Wurzelspitze und die Zuwachszone von einander geschieden geotropisch zu reizen, ohne die normalen Wachsthumsvorgänge und Lebensthätigkeiten der Wurzel vorher in merklicher Weise beeinflusst zu haben. So kann man unzweifelhaft feststellen, dass die Wachsthumsregion direct geotropisch nicht reizbar ist, während dagegen auf die Reizung der Wurzelspitze stets eine geotropische Reizkrümmung innerhalb der Wachsthumszone auftritt. Die Spitze ist somit der einzige geotropisch sensible Theil der Wurzel.

Zu betonen ist endlich, dass gewiss nicht allein die Haubenregion geotropisch sensibel ist, wie mancherseits angenommen wurde. Dies ist schon daraus zu schliessen, dass man die ganze Wurzelhaube abtragen kann, ohne dass die Sensibilität vollständig aufgehoben wird.

2. Während bei Wurzeln räumliche Trennung der sensiblen Zone von der hauptsächlichen Krümmungsregion die Regel ist, und ein ähnliches Verhalten auch oft an Keimpflanzen vorkommt, ist an älteren wachsenden Stengeltheilen die Regel, dass die empfindliche Zone mit dem grössten Theil der Wachsthums- und Krümmungsregion zusammenfällt. Dafür sprechen sowohl Versuche mit zerlegten Stengeln, als auch Experimente, wobei man in verschiedener Art Theile des Stengels rechtwinkelig abbiegt. Der ausgelöste Krümmungsvorgang tritt in etwa derselben Region des Stengels in Erscheinung, welche den geotropischen Reiz percipirt hatte. Eine Reizleitung nach benachbarten Stellen ist wahrscheinlich hier ebenfalls vorhanden, sie erstreckt sich jedoch hier nicht auf relativ so bedeutende Entfernungen wie an Wurzeln.

3. Das Zustandekommen einer geotropischen Krümmung oder die geotropische Reactionsfähigkeit eines Organs ist, soweit nach unseren bisherigen Kenntnissen zu urtheilen ist, von ganz ähnlichen äusseren Bedingungen abhängig, als es jene sind, die das Längenwachsthum beeinflussen.

Die geotropische Empfindlichkeit scheint aber, wenigstens theilweise, nicht denselben Factoren in gleicher Weise unterworfen zu sein, wie die Reactionsfähigkeit. Kälte, Sauerstoffentziehung vernichten während ihrer Wirksamkeit die Krümmungsfähigkeit, sowie das Längenwachsthum des betreffenden Organs. Die Sensibilität gegen geotropischen Reiz wird durch die genannten Einflüsse dagegen nicht aufgehoben, sondern nur herabgesetzt, wie es der Umstand beweist, dass nach genügend langer Inductionsdauer eine Nachwirkung nach Rückkehr in normale Verhältnisse erzielbar ist. Man kann sogar (z. B. durch Eingypsen) die Empfindlichkeit normal erhalten, während die Krümmungsfähigkeit durch die mechanische Hemmung vollständig aufgehoben ist. Sensibilität und Reactionsfähigkeit sind daher von verschiedenen Bedingungen und in ungleicher Weise abhängig.

4. Die Dauer des Ausklingens der geotropischen Nachwirkung, scheint durch einige Einflüsse, welche die Lebensthätigkeit der Pflanze stark beeinträchtigen (Kälte, Vacuum), beträchtlich verkürzt zu werden.

5. Die Aenderung der geotropischen Wirkung mit dem Neigungswinkel eines orthotropen Pflanzentheiles gegen die Lothlinie verläuft nicht ganz so, wie die bisherigen Anschauungen, auf den Beobachtungen von Sachs fussend, es darstellten. Die maximale Wirkung ist mit Erreichung der Horizontallage nicht erreicht, sondern es findet über diese Ablenkung noch hinaus eine Steigerung der geotropischen Wirkung statt. Das Maximum ist erst erreicht, sobald die Ablenkung die Horizontallage um etwa 45° überschritten hat. Die Bedingungen zum Eintritt möglichst grosser geotropischer Wirkung sind mithin dann die günstigsten, wenn eine Keimwurzel schief aufwärts, oder ein Spross (negativ geotropisch) schief abwärts geneigt ist. Als Methode zur Feststellung dieses Verhältnisses eignet sich am besten die bereits von Darwin und Bateson benutzte Bestimmung der Nachwirkungsgrösse; weniger hierzu geeignet ist

die vergleichende Messung jener Zeit, welche vom Beginn der Induction bis zur Ausführung der Krümmung verfliesst.

6. In der invers senkrechten Lage wird bei orthotropen Organen nicht, wie Elfving meinte, die intensivste geotropische Wirkung erzielt. Unsere Ergebnisse bestätigen vielmehr die Meinung von Sachs, dass gerade im Gegentheil auf invers senkrecht gestellte Keimwurzeln und Sprosse Seitens der Schwerkraft direct überhaupt gar keine krümmende Wirkung ausgeübt wird. Dies zeigen klar z. B. Grasknoten, die man in keiner genau verticalen Lage eine geotropische Krümmung ausführen sieht. Die von Sachs ausgesprochene Vermuthung, dass die autonomen Nutationen die Hauptursache der geotropischen Reaction invers senkrecht gestellter orthotroper Organe seien, konnte ich direct dadurch experimentell stützen, dass ich durch Verhinderung der Nutationen ebenfalls eine geotropische Induction invers senkrecht gestellter Wurzeln und Stengel vermied. Wenn wir an Keimwurzeln und Stengeln regelmässig auch in der inversen Lage geotropische Reaction eintreten sehen, so beruht dies auf der Wirkung der autonomen Nutationen, welche durch kleine Ablenkungen die Organe in Lagen bringen, in denen wirklich krümmende Wirkung der Schwere vorhanden ist. Sprosstheile, die nicht nutiren, wie die Grasknoten, krümmen sich daher, invers gestellt, niemals geotropisch.

7. An Nebenwurzeln scheint die maximale geotropische Reaction bei einer Ablenkung von 60—90° nach oben zu von der durch den Grenzwinkel gegebenen Gleichgewichtslage zu liegen. Hierbei ist zu bedenken, dass die Nebenwurzeln als plagiotrope Organe keine Ablenkung um 180° aus ihrer Gleichgewichtslage erfahren können, sondern dass die maximale Ablenkung nach oben zu durch den Winkel: 180° — Grenzwinkel, nach unten zu durch die Grösse des Grenzwinkels selbst gegeben ist. Horizontale Rhizome, denen ein „Grenzwinkel" von 90° zukommt, können also nur eine Ablenkung um 90° aus ihrer Gleichgewichtslage erfahren.

8. Das Verhältniss der Abhängigkeit der geotropischen Reactionsgrösse von der Grösse der auslösenden Kraft kann in annähernder Weise mittels Anwendung variabler Centrifugalkraft bestimmt werden. Während bei kleinen Fliehkräften einer

kleinen Kraftzunahme bedeutende Zunahme der geotropischen Wirkung entspricht, findet eine Steigerung der geotropischen Wirkung unter Anwendung starker Centrifugalkraft nur sehr langsam und bedeutenden Kraftsteigerungen entsprechend statt. Die Bestimmung der Zeit, die bis zum eben merklichen Beginn der Krümmung verfliesst (Latenzperiode des Reizes), ist im Allgemeinen als Maass für die Intensität der Centrifugalwirkung gut brauchbar.

9. Die Reizschwelle für Fliehkraftwirkung liegt für viele untersuchte Keimwurzeln und Keimstengel (auch für die Fruchtträger von Phycomyces) etwa bei 0,001 g, wenn g die Beschleunigung der Schwere bedeutet. Erwähnenswerth ist, dass auch die Nebenwurzeln von Vicia Faba durch diese geringe Kraft ebenfalls schon geotropisch reizbar sind. Wenn auch die Reizschwelle für die Seitenwurzeln ungefähr mit der der Hauptwurzeln zusammenfällt, so mag trotzdem der weitere Verlauf der Kurve für die Seitenwurzeln verschieden sein. Bei Vermehrung einer einwirkenden Centrifugalkraft muss an Nebenwurzeln Uebergang in eine neue Gleichgewichtslage keineswegs in demselben Verhältniss erfolgen, wie an Hauptwurzeln sich der zeitliche Beginn der Krümmung ändert.

10. Der Ausgleich geotropischer Krümmungen, den wir beobachten, wenn äussere Richtkräfte nicht mehr auf das gekrümmte Organ einwirken, ist als nothwendige Folge des Bestrebens aufzufassen, unter Ausschaltung äusserer richtender Einflüsse die geradlinige Richtung als Gleichgewichtslage zu erstreben, gleichgültig welche Lage zur Verticalen das Organ besitzt. So lange also die früher erlangte geotropische Krümmung sich noch innerhalb der reactionsfähigen und wachsenden Zone befindet, muss sie durch den Autotropismus des Organs wieder ausgeglichen werden. Dies gilt für sämmtliche radiären Organe, ob sie nun orthotrop oder plagiotrop sind, also auch für die Nebenwurzeln. Bei letzteren ist auch noch zu beachten, dass ausser der geradlinigen Wachsthumsrichtung ihr Eigenwinkel gleichfalls durch Autotropismus bestimmt ist, wobei Wechselbeziehungen zwischen Mutterachse und Seitenwurzel anzunehmen sind.

Leipzig, Botanisches Institut, am 27. Juli 1894.

Figuren-Erklärung.

Tafel X.

Fig. 1—3. Käppchenwurzeln. Fig. 1 eine solche vor ihrer geotropischen Krümmung; vertical abwärts gerichtet. Fig. 2 eine derartige Wurzel nach Ausführung der geotropischen Action. Fig. 3 eine vertical umgekehrt aufgestellte Wurzel nach Vollendung ihrer geotropischen Krümmung.

Fig. 4. Kurven aus zwei Versuchen mit Keimwurzeln von Lupinus albus. Zunahme der Nachwirkung mit der Grösse des Neigungswinkels. Wie in den folgenden Kurven sind die Grössen der Neigungswinkel auf der Abscissenachse aufgetragen. Die Winkelgrössen der Nachwirkung sind Ordinaten.

Fig. 5. Kurve der Nachwirkungsgrösse unter verschiedenem Neigungswinkel von Halmknoten von Secale cereale. Bezeichnungen wie in Fig. 4.

Fig. 6. Keimwurzeln von Lupinus. Kurve des zeitlichen Beginnes der geotropischen Krümmung mit Aenderung des Neigungswinkels. Abscissen = Neigungswinkel; Ordinaten = Inductionsdauer.

Fig. 7. Dieselbe Kurve von Grasknoten (Secale). Durchschnittliche Werthe.

Fig. 8. Keimwurzeln von Lupinus. Kurve des zeitlichen Beginnes der Krümmung (II, punktirt) und Kurve der Nachwirkung unter verschiedenem Neigungswinkel (I, ausgezogen) nebeneinander gestellt. Vergl. Text p. 296.

Fig. 9. Keimwurzeln. Schematische Darstellung des Längenwachsthums derselben sowie der hierdurch bedingten Ausdehnung geotropisch gekrümmter Zonen innerhalb drei Tagen. Die stark ausgezogenen Theile bedeuten die Längen der Krümmungszone. Die Zone des stärksten Zuwachses ist durch einen parallel laufenden punktirten Strich gekennzeichnet. 2½mal vergrössert. Ein Theilstrich in *a* bedeutet 1 mm[1]).

Fig. 10. Schema einer geotropisch gekrümmten Wurzel als Figur zum Beweise, dass allseitig gleiches Längenwachsthum nicht ausreicht, um Ausgleich der Krümmung in der gegebenen Zeit zu bewirken. Vergl. Text p. 319.

---

1) Die Bezeichnungen *a*—*d* sind durch ein Versehen auf der Tafel leider weggeblieben. Die oberste Figur in Fig. 9 ist mit *a* zu bezeichnen, die unterste mit *d*.

Ein Beitrag zur Anatomie der Cycadeenfiedern.

Von

Dr. A. Nestler.

Mit Tafel XI—XIV.

Kraus[1]) hat in seiner schönen Arbeit „Ueber den Bau der Cycadeenfiedern" nicht allein ein werthvolles Material für Systematik und Palaeontologie geliefert, sondern auch eine damals noch ungelöste Frage von hohem physiologischen Interesse behandelt, indem er den Zusammenhang der Bastelemente mit dem Chlorophyllgewebe der Cycadeenfiedern durch ein siebporenähnliches Porensystem nachwies. Ferner zeigte er den Zusammenhang zwischen Rindencollenchym und Hypodermgewebe und zerstörte den Irrthum von der mehrschichtigen Epidermis der Cycadeenfiedern.

Seit jener Zeit ist ausser einer kleinen Arbeit von Vetters[2]) und einer beachtenswerthen Untersuchung über den Gefässbündelbau der Fiedern der heutigen Cycadeen von C. Eg. Bertrand et B. Renault[3]) meines Wissens nichts über den vorliegenden Gegenstand geschrieben worden. Mein Aufenthalt in Amsterdam, wo bekanntlich die grösste Sammlung lebender Cycadeen zu finden ist, veranlasste mich, nicht allein eine Anzahl bisher gar nicht oder nur mangelhaft bearbeiteter Species im Anschlusse an die Kraus'sche Arbeit im Interesse der Palaeontologie und Systematik zu behandeln, sondern auch insbesondere den Gefässbündelverlauf der Pinnen einer genauen Untersuchung zu unterziehen,

1) Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. IV, 1865—66.

2) Die Blattstiele der Cycadeen, Leipzig 1884.

3) Remarques sur les faisceaux foliaires des Cycadées actuelles etc. Archives botaniques du Nord de la France, 3e année, No. 35.

wodurch unter Anderem die bisher geltende Ansicht von der Vereinigung sämmtlicher Bündel an der Basis der Fiederblättchen zu einem Strange widerlegt wurde. Die bisher nicht behandelte Bowenia spectabilis zeigt im anatomischen Baue ihrer doppelt gefiederten Blätter einige sehr bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten, so das constante Vorkommen von Spaltöffnungen auf der Oberseite der Fiederblättchen. — Von Bedeutung scheint mir ferner die Vertheilung der Spaltöffnungen auf der Rhachis zu sein. Es ist bekannt, dass die Oberseite der Pinnen spaltöffnungsfrei ist — abgesehen von Bowenia und dem nach Kraus ausnahmsweisen Vorkommen von Stomaten an der Fiederbasis von Encephalartos —, was ich an den von mir behandelten Species dieser Gattung nicht beobachten konnte. Um so auffallender ist die relativ grosse Anzahl von Spaltöffnungen auf der morphologischen Oberseite der Rhachis, womit gleichzeitig ein von der Unterseite verschiedener Bau der Spindel verbunden ist. Ich verweise ferner auf den bedeutenden Unterschied im anatomischen Baue der Fiedern von Macrozamia corallipes und Denisonii und auf das Vorkommen von Kalkoxalatdrusen in Intercellularräumen zwischen den Epidermiszellen der Oberseite von Encephalartos caffer.

Ich behandele zunächst die einzelnen Species mit besonderer Berücksichtigung des Verlaufes der Gefässbündel und führe schliesslich die hauptsächlichsten Resultate meiner Untersuchungen im Zusammenhange an.

Dem Herrn Prof. H. de Vries in Amsterdam spreche ich für die so überaus freundliche Förderung meiner Arbeit durch Ueberlassung eines reichen Materiales den besten Dank aus.

Cycas L.

Von Bornemann[1]) wurden bezüglich der Blattoberhaut und des Verlaufes der Nervenbündel untersucht: Cycas revoluta Thunb., glauca Link., sphaerica Roxb., circinalis L., inermis Lour., squarrosa Lodd.; Kraus[2]) behandelte aus-

1) Ueber organische Reste der Lettenkohlengruppe Thüringens, 1856, p. 36 ff.

2) l. c., p. 334.

führlich: revoluta L., inermis Lour., circinalis L., Ruminiana.

Ich füge zu diesen Untersuchungen noch die über C. madagascariensis, Rumphii und die von Bornemann theilweise behandelte Species glauca hinzu.

Die Epidermiszellen sind selten isodiametrisch, meist gestreckt, rechteckig, dreieckig oder unregelmässig.

Während bei Rumphii und glauca die meisten Epidermiszellen beider Pinnenseiten nach der Breitendimension der Pinne gestreckt erscheinen und in dieser Richtung 3—4mal grösser sind als in der Richtung der Pinnenachse, ist bei madagascariensis kein bestimmtes Gesetz zu beobachten; die Mehrzahl dieser Epidermiszellen schien mir sogar in der Längsrichtung der Pinnenachse gestreckt zu sein[1]). Auffallend ist der Unterschied in der Grösse der Poren, welche stets der Zellwand entlang laufen: während die Epidermiszellen von Rumphii (bei vollständig ausgewachsenen Pinnen) nur kleine Poren besitzen (die grössten derselben messen in ihrer Längsrichtung nur 4 μ), sind die Poren der beiden anderen Species bedeutend grösser (8—12 μ lang, 8 μ und mehr breit); auf der Unterseite sind dieselben stets etwas kleiner als auf der Oberseite.

Bei Rumphii fand ich sowohl die Rhachis als auch die Basis der Pinnen mit collabirten, braunen Trichomen bedeckt, daneben auch zahlreiche Basalstellen von zu Grunde gegangenen Haaren.

Die Spaltöffnungen sind bei diesen drei Arten so ziemlich in gleicher Anzahl auf der Unterseite der Pinnen (49—56 auf 1 mm^2) anzutreffen, auf der Rhachis dagegen eine bedeutende Anzahl auf der Oberseite (24—27) gegenüber einer sehr kleinen Menge auf der Unterseite (1—7 auf 1 mm^2). Mit dieser verschiedenen Vertheilung auf beiden Seiten der Rhachis — im vollständigen Gegensatze zu der Vertheilung auf den Pinnen — hängt auch der innere Bau der Spindel zusammen: unter der Epidermis der morphologischen Oberseite liegt ein mehrschichtiges, chlorophyllführendes Gewebe, von welchem besonders die unmittelbar unter der Epidermis liegende

1) Vergl. de Bary, Vergleichende Anatomie, 1877, p. 33.

Schicht (Taf. XI, Fig. 1) mehr oder weniger deutlich palissadenartig ausgebildet ist. Diese chlorophyllführenden Zellen schliessen nicht lückenlos aneinander, sondern lassen stets grössere oder kleinere Intercellularräume zwischen sich frei. Der Bau der Rhachis-Unterseite dagegen ist ein ganz anderer: die unmittelbar unter der Epidermis liegende Schicht besteht aus prismatischen Zellen, deren Längsrichtung mit der der Spindel zusammenfällt (Taf. XI, Fig. 2); daher erhält man mit dem Querschnitte durch die Spindel auch den Querschnitt durch diese Zellen. Ihre von Poren durchsetzten Wände sind sklerotisch. Auf diese einfache oder höchstens doppelte Schicht folgen die dickwandigen Sklerenchymfasern *(sk)*. Das chlorophyllführende Gewebe unter der Epidermis der Oberseite bildet eine Schicht von 205 μ Dicke; das ganze Mesophyll der Pinne hat eine Mächtigkeit von 287 μ, also nur wenig mehr als jenes Assimilationsgewebe der Spindel.

Das Hypoderm fehlt der Pinnenunterseite; auf der Oberseite ist eine Schicht (am Rande und über den Nervenbündeln mehrere) schwach sklerotischer, gefächerter Zellen in der Richtung der Pinnenachse angeordnet. An manchen Stellen der Oberseite fehlt dieses Hypoderm mehr oder weniger. Bei C. glauca fand ich in der Mitte der Pinne, von der Basis an gerechnet, noch den grössten Theil mit Hypoderm bedeckt und zwar ganz ungleichmässig: auf der einen Seite des Mittelnervs war ein weit grösseres Stück hypodermfrei als auf der anderen Seite. An Flächenschnitten kann man sehr leicht constatiren, dass gewisse ovale Stellen der Oberseite nur die einfache Epidermis haben. — Bei C. Rumphii und madagascariensis fand ich in der Mitte der Pinne (in Beziehung auf die Längsachse derselben) nur ein kurzes Stück, vom Rande und dem Mittelnerve entfernt, noch mit Hypoderm besetzt, den grösseren Theil der Oberseite also mit einfacher Epidermis versehen.

Bezüglich des Mesophylls will ich nur hervorheben, dass das Palissadenparenchym unter der Epidermis-Oberseite stets sehr vollkommen ausgebildet ist; bei madagascariensis sind diese Zellen durchschnittlich 120 μ hoch und 20 μ breit; kleiner bei glauca (Taf. XI, Fig. 3) und Rumphii.

Den Gefässbündeln fehlen Sklerenchymfasern als Schutzscheide-Elemente; die Gummigänge treten nicht in die Pinnen.

Die an der Basis der Spindel in der Anordnung von Pinnen auftretenden Stacheln, welche bereits von Bornemann[1]) als Rudimente von Fiedern (fehlgeschlagene Fiedern) aufgefasst wurden, lassen bisweilen ein ganz kurzes, vom nächsten Rhachisstrang sich abzweigendes Gefässbündel erkennen. Spaltöffnungen fehlen der Oberfläche dieser Stacheln.

Verlauf der Gefässbündel.

Cycas madagascariensis. Der Verlauf der Pinnenbündel in der Rhachis wurde an den zwölf obersten Pinnenpaaren eines Blattes durch Serienschnitte untersucht (Taf. XI, Fig. 4). Die beiden Bündel 1 und 2 vereinigen sich zu einem Strange, welcher die Mitte der Rhachis einnimmt und ungetheilt nach abwärts steigt. Durch den Eintritt der Bündel der beiden nächsten Pinnen erscheinen im Querschnitte der Rhachis drei Bündel, welche aber nach kurzem Verlaufe sich mit dem bereits vorhandenen gleichzeitig zu einem einzigen Bündel vereinigen. Bei den folgenden Pinnen hört diese Vereinigung ihrer Bündel mit den bereits in der Rhachis vorhandenen in derselben Querschnittsebene auf, indem das eine etwas früher als das andere in die Spindel eintritt, somit die Fiederblättchen nicht mehr einander gegenüber stehen, obwohl äusserlich davon nichts zu sehen ist. Unmittelbar vor 5 und 6 findet eine Spaltung des bisher einzigen Rhachisstranges statt, und es verbindet sich der Strang der fünften Pinne mit dem einen, der der sechsten Pinne mit dem anderen Theile. Ein Querschnitt zwischen dem dritten und vierten Fiederpaare zeigt also zwei Rhachisbündel, so dass für dieses Internodium die Ansicht von Kraus[2]), bei Cycas seien die Stränge je drei übereinander stehender Pinnen die Aeste eines Spindelnervs, richtig ist; aber nach dem Eintritt von 9 und 10, 11 und 12 wird die Giltigkeit dieses Satzes

---

1) l. c., p. 38. — Bei Cycas Jenkinsiana wurde durch F. O. Bower (Phil. Transact. of the Royal Soc. London, Part. II, 1884, cit. nach Engler, Nat. Pflanzenf., II. Th., 1. Abth., p. 9) nachgewiesen, dass die Blattdornen durch Verkümmerung der untersten Fiedern entstehen.

2) l. c., p. 330.

umgestossen, wie aus der Anzahl der Rhachisbündel sofort ersichtlich ist.

Cycas glauca. Jedes eintretende Pinnenbündel verbindet sich sofort mit dem nächsten Rhachisbündel (Taf. XI, Fig. 3). Die Anzahl der Spindelbündel vermehrt sich nicht direct durch den Eintritt neuer Pinnenbündel, sondern erst später indirect durch Theilung der Rhachisbündel. Ein Gefässbündel der Rhachis vereinigt in sich einige Pinnenbündel, bevor es sich dichotomisch theilt. Nach dem Eintritt des fünften Pinnenpaares hat (in dem untersuchten Rhachistheil) die Zahl der vorhandenen Gefässbündel nur um zwei zugenommen, nach Eintritt der Fiedern 5 und 6 nur um eins. Ein Querschnitt durch eine Stelle der Spindel zeigte drei deutlich getrennte Gefässbündel; nach dem Eintritte der Bündel von 14 Pinnen hatte sich die Zahl derselben in der Rhachis nur auf fünf erhöht. Es lässt sich also das von Kraus aufgestellte oben citirte Gesetz nicht aufrecht erhalten; es scheint vielmehr, dass das Verhältniss der Rhachisbündel zu den Pinnenbündeln sich nicht mathematisch ausdrücken lässt.

Encephalartos Lehm.

Untersucht wurden von Bornemann: pungens Lehm., cycadifolius Lehm., tridentatus Lehm., Altensteinii Lehm., caffer Lehm., longifolius Lehm., lanuginosus Lehm., horridus Lehm., latifolius Lehm.; — von Kraus: Lehmanni Eckl., longifolius Lehm., Altensteinii Lehm.; — von mir: brachyphyllus Lehm., villosus Lemaire, lanuginosus Lehm., pumilus (?), caffer Lehm., spinulosus. Fiederblättchen lancettförmig, sehr dick, mit einer Stachelspitze endigend, gegen- und wechselständig, ganzrandig (brachyphyllus, caffer), am basipetalen Rande hier und da mit einer kleinen Stachelspitze (lanuginosus) oder einem grösseren Zahn (spinulosus); bei pumilus ist jede Pinne am unteren Rande mit 1—2 grossen, stachelspitzigen Zähnen versehen; bei villosus hat jeder Pinnenrand fünf (seltener drei oder vier) derartige Zähne; die Basis mit schwacher Kante an der Pinne herablaufend

(ausg. brachyphyllus). Die Rhachis besitzt ein Hypoderm aus 1—2 Lagen sklerenchymatischer Zellen. Das unter dem Hypoderm der morphologischen Oberseite liegende Chlorophyllparenchym ist stets bedeutend entwickelt; bei brachyphyllus sogar 205 μ mächtig und seine erste Schicht mehr oder weniger pallisadenartig ausgebildet, auf der Unterseite der Spindel dagegen nur 70 μ dick, bei den übrigen Species geringer. Dieser Vertheilung des Chlorophyllparenchyms entspricht die bedeutend grössere Anzahl von Spaltöffnungen auf der morphologischen Oberseite der Rhachis gegenüber der auf der Unterseite.

Der von Kraus[1]) gegebenen, allgemeinen Beschreibung der Epidermiszellen der Pinnen schliessen sich auch die von mir untersuchten Formen an. Auf der morphologischen Oberseite und den Nervenbahnen der Unterseite können sie auf diese Weise charakteristisch sein, dass ihre Längswände mehr oder weniger parallele oder convergirende Linien mit schwach gewellten Seitenwänden bilden, welche durch verschieden geformte und gestellte Querwände in kleine Rhomboide, Quadrate und Dreiecke zerfallen (Taf. XII, Fig. 9). Die Bestimmung der einzelnen Species nach der Form der Epidermiszellen wird wohl im Allgemeinen sehr unzuverlässlich sein, obwohl gewisse kleine Unterschiede besonders bei dem Vergleiche von grösseren mikroskopischen Bildern sofort in die Augen fallen.

Spaltöffnungen kommen in fast gleicher Anzahl bei den untersuchten Species (41—54 auf 1 mm^2) auf der Pinnenunterseite[2]) zwischen den Gefässbündelbahnen vor, wobei ihre Längsachse meistens nach der Längsrichtung der Fieder orientirt ist. Die Rhachis besitzt die Stomata wie bei Cycas, auf der morphologischen Oberseite in weitaus grösserer Menge (16—17) als auf der Unterseite (7—10). Dieser Vertheilung entspricht auch der anatomische Bau der Rhachis, die Anordnung des Chlorophyllgewebes, welche schon oben erwähnt worden ist; dieselbe ist aber nicht so charakteristisch, als es für Cycas angegeben wurde. Nur bei caffer war die Zahl der Spaltöffnungen auf beiden Seiten der Rhachis ungefähr dieselbe (vergl. die

1) l. c., p. 338.

2) Nach Kraus (l. c., p. 320) sollen auch ausnahmsweise an der oberseitigen Fiederbasis bisweilen Stomata sich zeigen. Ich konnte keine auffinden.

folgende Tabelle auf S. 363). Bezüglich des Baues der Spaltöffnungen will ich nur hervorheben, dass die Schliesszellen sehr tief liegen und durch eine oder zwei eingeschobene Zellreihen von der eigentlichen Epidermis getrennt sind[1]).

Sehr bemerkenswerth ist das Vorkommen von Drusen oxalsauren Kalkes auf der Pinnenoberseite von E. caffer, und zwar an der Basis, dem Rande und auf der äussersten Spitze. Man sieht an den genannten Stellen der Epidermisaussenseite sehr oft dunkle oder ganz schwarze vier- oder fünfeckige Flecke, welche von 5—6 Epidermiszellen begrenzt werden (Taf. XI, Fig. 6). Durch Anwendung einer schwachen Säure (seltener schon ohne dieses Mittel) werden an diesen dunklen Flecken je eine, ausnahmsweise auch zwei Drusen oxalsauren Kalkes erkannt, nach deren (durch die Säure bewirkten) Verschwinden der Ort ihres Vorkommens gut sichtbar ist: es ist ein nach oben sich erweiternder Intercellularraum zwischen den Epidermiszellen (Taf. XI, Fig. 7, 8), welcher nach aussen hin nur durch die Cuticula der Epidermiszellen abgeschlossen ist. Die Form dieser eigenthümlichen Krystallhöhle zeigt sich deutlich bei hoher und tiefer Einstellung des Mikroskopes auf die betreffenden Flächenstücke und an Querschnitten (Taf. XI, Fig. 8).

Das Hypoderm ist unter der Epidermis stets mehrschichtig, aus dickwandigen Elementen gebildet; auf der Unterseite dagegen finden sich bloss über den Gefässbündelbahnen Gruppen von Sklerenchymfasern; nur caffer besitzt auch auf der Unterseite ein einschichtiges Hypoderm.

Eine Palissadenschicht ist auf der Oberseite gut ausgebildet, bei brachyphyllus 105 μ hoch, bei den übrigen Species niedriger, bei caffer nur 42 μ hoch.

Die Gefässbündel, zwischen denen je ein der Oberseite etwas näher liegender Gummigang verläuft, sind nur von vereinzelten Sklerenchymfasern umgeben.

Verlauf der Gefässbündel.

Die Bündel eines Fiederblättchens — acht an der Basis derselben, welche unmittelbar vor oder nach ihrem Eintritte in

1) Nach Kraus (l. c., p. 320) sollen die Schliesszellen unmittelbar unter der Epidermis liegen.

die Rhachis gabelige Verbindungen eingehen — sind in einer parallel zur Spindelachse gerichteten Ebene angeordnet. Das dem acropetalen Fiederrande zunächst liegende Gefässbündel (8) (Taf. XII, Fig. 14, Fieder *A*) wendet sich unmittelbar nach dem Eintritt in die Spindel gegen die morphologische Oberseite derselben, verbindet sich sofort mit einem Rhachisbündel und verläuft nun ohne Gabelung oder Commissur bis zur nächst niederen Pinne. Die beiden nächsten Stränge (7 und 6) verbinden sich erst nach ihrem Eintritte in die Rhachis miteinander und nach kurzem Verlaufe ebenfalls mit einem Rhachisbündel. Der Rest der Pinnenbündel vereinigt sich theils an der Spindelbasis, theils erst in der Nähe der nächst niederen Fieder zu einem einzigen Strange, welcher unterhalb der beiden oben genannten Bündelvereinigungen verläuft.

In ähnlicher Weise mit einigen kleinen, unwesentlichen Abweichungen, geht auch der Verlauf der Stränge der zweiten Fieder (B) vor sich.

Freie Bündelenden fehlen mit Ausnahme des in den Spitzen der Pinne endigenden Stranges.

In analoger Weise wurde auch der Bündelverlauf von Encephalartos villosus gefunden. Hier vereinigen sich sämmtliche Pinnenbündel unmittelbar an der Basis der Pinne zu zwei Strängen, von denen der eine sofort in die Verbindung mit einem Rhachisstrang tritt und dann parallel mit dem zweiten Strange, der sich erst später mit einem anderen Rhachisstrange vereinigt, bis zum nächsten Fiederpaare hinabsteigt.

Die durch Serienschnitte klargelegten Verhältnisse des Bündelverlaufes widerlegen die bisher geltende Ansicht[1]), dass sämmtliche Bündel einer Pinne zu einem und demselben Rhachisstrange gehören.

Stangeria paradoxa Th. Moore.

Verlauf der Gefässbündel[2]).

Das Ende der Rhachis ist gabelig getheilt; jeder Theil bildet den Mittelnerv einer Pinne, deren beide Hälften unsymmetrisch

1) Engler und Prantl, Nat. Pflanzenf., II. Th., 1. Abth., p. 11.

2) Der übrige Bau der Blätter ist erschöpfend von Kraus (l. c.) behandelt.

gebaut sind: der acropetale Rand jeder Fieder endigt nämlich bereits vor der Gabelbildung, während der basipetale sich über die Gabelung hinaus an der nun beginnenden gemeinsamen Spindel ansetzt. Der Rand der einen Pinne steigt weit tiefer an der Rhachis hinab, als der andere. Auch die folgenden Fiedern — alle sind alternirend — zeigen dieselbe unsymmetrische Basis; erst an einem weiter unten gelegenen Theile der Spindel treten Pinnen mit deutlichen Stielen auf.

Von der aus 6—8 Gefässbündeln bestehenden Mittelrippe einer jeden Pinne gehen in kurzen Intervallen etwas schräg aufwärts, nahezu einen rechten Winkel mit der Rippe bildend, Secundärnerven aus und laufen gegen den nach abwärts umgestülpten Rand, wo ihre schwach gebogenen Enden mehr oder weniger deutlich zusammenfliessen. Selten verläuft ein solcher Seitennerv ungetheilt und ohne Commissur; gewöhnlich sieht man bereits in der Nähe des zusammengesetzten Hauptnervs oder weiter entfernt Gabelungen und durch dieselben hergestellte Verbindungen mit den Nachbarnerven. Gegen das distale Ende der Pinne zu wird der Winkel, den diese Seitennerven mit der Hauptrippe bilden, immer spitziger, bis die letzten das Ende strahlig abschliessen. Es gehören (nach Kraus, l. c., pag. 341) je zehn Seitenbündel zu einem Gefässbündel der Mittelrippe.

Jede der bereits oben erwähnten Endpinnen hat an der Basis der Mittelrippe fünf in einem nach oben offenen Bogen angeordnete Gefässbündel, von denen das mittlere an der morphologischen Unterseite liegende das grösste ist, und fünf fast symmetrisch vertheilte Gummigänge. Durch das Zusammenstossen der beiden Mittelrippen zur Bildung der Rhachis entsteht auf der morphologischen Oberseite derselben eine Rinne, welche am Ende der kürzeren Fiederbasis wieder verschwindet. Die der Verbindungsstelle der beiden Pinnen zunächst liegenden Gefässbündel vereinigen sich nun (Taf. XIV, Fig. 22), während gleichzeitig, soweit die breiten, herablaufenden Fiedertheile reichen, stets kleine Seitennerven in die Spindel eintreten. Im weiteren Verlaufe nach abwärts treten nun abermals die zwei dem mittleren Strange (*a*) zunächst liegenden Bündel (Taf. XIV, Fig. 22b) gleichzeitig mit diesem zusammen. Eine derartige Ver-

einigung kommt auf der Strecke bis zu der nächst unteren Fieder noch ein drittes Mal vor (durch die Gefässbündel *e* in Fig. 22), so dass der obere Theil der Rhachis einen ähnlichen Bau zeigt, wie die Mittelrippe einer Pinne mit den Seitennerven.

Zur weiteren Aufklärung über das Verhältniss der Pinnenbündel zu den Rhachissträngen wurde ein älterer Blatttheil mit vier alternirenden Fiedern untersucht (Taf. XIV, Fig. 23). Die Rhachis besitzt an dem oberen Ende des untersuchten Theiles 9 in einem nach der morphologischen Oberseite zu offenen Bogen angeordnete Bündel, von denen die mittleren (= unteren) die stärksten sind; die seitlichen werden allmählich schwächer. Die zweite Pinne (p_2) hat an ihrer Basis sechs im Bogen angeordnete Gefässbündel, welche gleich nach ihrem Eintritte in die Spindel durch zwei Verbindungen auf vier reducirt werden. Nun tritt sofort die Vereinigung der einander zunächst liegenden Bündel der Rhachis (*a*) und der Pinne (*b*) zu einem Strange ein, welcher bald darauf in das nächste Spindelbündel (*c*) einmündet. Dieser Vereinigung schliesst sich erst in der Höhe der nächsten Pinne (p_3) das Gefässbündel (*d*) der Fieder (p_2) an. Die letzten beiden kleinen Bündel (*e* und *f*) laufen parallel über die dritte Pinne hinaus und vereinigen sich erst unterhalb derselben miteinander.

Analoge Verhältnisse zeigen auch die Gefässbündel der dritten Pinne (p_3).

Auch von Stangeria kann man nach diesen Untersuchungen nicht behaupten, dass sich sämmtliche Bündel einer Pinne zu einem Rhachisstrange vereinigen.

Macrozamia.

M. corallipes Hook.

Die Fiedern sind am distalen Ende des Blattes gegenständig, in der unteren Hälfte wechselständig. Einige der schmal-lanzettförmigen, ganzrandigen Pinnen zeigen an der schwach verdickten und verengten Basis eine Drehung, so dass ihre Fläche, die sonst parallel zur Pinnenachse steht, zu dieser normal ist. Am Ende der Blättchen 1—3 kleine Stachelspitzen; die Nervenbündel

parallel. Die Rhachis ist stielrund mit einer deutlichen Kante zwischen den mit ihrer Basis in den beiden seitlichen Rinnen eingefügten Pinnen.

Die Epidermiszellen der Rhachis sind kürzere oder längere Parallelogramme oder Trapeze, welche nach der einen Seite mehr oder weniger spitz zulaufen, oder rhomboïdale, mitunter auch rein prosenchymatische Formen mit stets deutlichem Lumen. Die Innen- und Seitenwände sind im Verhältniss zur Aussenmembran stets schwächer, mehr oder weniger dick, je nachdem auf dieselben Sklerenchym oder dünnwandiges, chlorophyllführendes Parenchym folgt. Das Rindenparenchym ist durchsetzt von Sklerenchymbündeln, an welche sich hier und da dünnwandige, mit dunkelrothbraunem Inhalte versehene Zellen anschliessen.

Die Epidermiszellen der Pinnen sind auf beiden Blattseiten gleichgestaltet (Taf. XII, Fig. 10) mit Ausnahme der Spaltöffnungsbahnen (Taf. XII, Fig. 11), wo dieselben bedeutend kürzer sind; die Aussenmembran auf der Oberseite etwas dicker (12 μ) als auf der Unterseite (8 μ).

Spaltöffnungen kommen auf beiden Seiten der Rhachis vor, und zwar auf der Oberseite (21 auf 1 mm^2) doppelt so viele, als auf der Unterseite (10 auf 1 mm^2); ferner auf der Unterseite der Pinnen (29 auf 1 mm^2), stets mit ihrer Längsachse nach der Achse der Fieder orientirt. Ihre runde oder polyganale Aussenöffnung ist gewöhnlich von sechs Epidermiszellen umgeben; die Schliesszellen liegen tief, da sie durch zwei eingeschobene Zellreihen von den Epidermiszellen getrennt sind.

Unter der Epidermis beider Blattseiten liegt über den Gefässbündeln je eine Schicht Sklerenchymfasern. Die Palissadenschicht unter der Epidermis der Oberseite ist als solche eben noch erkennbar; ihre Zellen, welche nebst den starken Verdickungsleisten an den Berührungsstellen mit den Nachbarzellen noch kleine, netzartige Verdickungen besitzen, sind durchschnittlich nur 57 μ hoch und 41 μ breit. Die entsprechende Schicht der Unterseite besteht aus fast isodiametrischen Zellen ohne Verdickungsleisten. Zwischen diesen beiden Schichten liegt ein lockeres Parenchym, dessen Zellen in der Richtung von

einem Blattrande zum anderen gestreckt sind (sogen. Querparenchym); im senkrechten Längsschnitte durch die Pinne erscheinen dieselben rund und zu Reihen angeordnet, zwischen denen grosse Intercellularräume liegen.

Die Gefässbündel der Rhachis und der Pinne sind nur von wenigen Sklerenchymfasern umgeben; ihr Holztheil tritt wenig oder gar nicht gegen das Centrum des im Querschnitte kreisförmigen Bündels hervor.

Die Gummigänge treten aus der Spindel nicht in die Fieder ein; ihre Wand ist bekleidet von einer Reihe dünnwandiger, mehr oder weniger in den Gang vorspringender Zellen, welche den Gummi absondern.

Oxalsaurer Kalk ist in schönen, grossen Drusen im Mesophyll vorhanden.

Verlauf der Gefässbündel.

Die Pinnen endigen, wie bereits oben gesagt wurde, entweder mit einer einzigen kleinen, braunen Stachelspitze oder — was gewöhnlich der Fall ist — mit zwei gleich grossen, auf der äussersten Spitze der Fieder stehenden, welche somit eine kleine Gabel bilden, oder es steht die eine etwas tiefer als die andere, welche den äussersten Punkt der Pinne einnimmt; seltener kommt noch eine dritte etwas tiefer stehende Spitze hinzu. Ein Querschnitt unmittelbar an der Basis zweier eine regelmässige Gabel bildenden kleinen Stachelspitzen zeigt die geringen Reste zweier vollständig getrennter Gefässbündel, bestehend aus wenigen Tüpfeltracheïden. Mit dem Breiterwerden der Pinne nach abwärts rückt allmählich das eine dieser beiden Bündel in die Mitte, während gleichzeitig die ersten Spuren eines dritten Gefässbündels an dem einen Rande sichtbar werden. Auch das vierte Bündel, welches bald darauf bei weiteren Querschnitten am anderen Rande der Pinne sichtbar wird, endigt blind ungefähr 0,3 mm vom Rande entfernt; das Ende derselben (Taf. XIII, Fig. 15) besteht aus wenigen Tüpfeltracheïden (*t*) und Sklerenchymfasern (*sk*). Die folgenden Randbündel dagegen lehnen sich, wie schon makroskopisch bemerkt werden kann, an die zunächst

liegenden an und bilden so durch Verschmelzung einen Randnerv[1]).

Auch bei solchen Pinnen, welche nur mit einer einzigen Stachelspitze endigen, fand ich, obwohl die makroskopische Betrachtung ein Zusammenfliessen der drei letzten Bündel anscheinend deutlich erkennen liess, eine vollständige Trennung derselben.

Es erübrigt noch, den Verlauf der Pinnenbündel in der Rhachis zu verfolgen:

Die beiden aus jeder Pinne in die Spindel eintretenden Gefässbündel (Taf. XII, Fig. 12) verlaufen getrennt noch eine kurze Strecke nach abwärts, dann vereinigen sich entweder je zwei zusammengehörige in derselben Querschnittsebene der Rhachis (Fig. 12 bei *a*) und steigen bis zur nächsten Fiederinsertion hinab, oder es theilt sich das obere der beiden Bündel (*o*) beim Eintritte in die Spindel, welche Theile (nach dem untersuchten Spindelstück) verschiedene Verbindungen eingehen können: bei p_3 verbindet sich der eine Zweig des Stranges *o* mit dem unteren Bündel (*u*) der Pinne, geht dann weit über die Insertion des nächsten Fiederpaares (p_5) und verbindet sich mit dem analogen Bündel der betreffenden Fieder (*c*); bei p_5 und p_6 geht der eine Zweig von *o* sofort zu einem Rhachisstrang.

M. Denisonii Moore et Müller.

Diese Species zeigt sehr bedeutende Unterschiede zu M. corallipes. Je zwei gegenüberstehende, ganzrandige Pinnen, welche stets nur mit einer einzigen aus Sklerenchymzellen bestehenden Stachelspitze endigen, stossen mit ihrer nicht verengten Basis auf der Oberseite der Blattspindel zusammen, so dass sich hier in Folge der herablaufenden beiden Blattränder eine bis zum nächsten Fiederpaare sich erstreckende Rinne bildet.

Die Form der auf beiden Blattseiten im Allgemeinen gleichgestalteten, dickwandigen Epidermiszellen ist aus Fig. 16 auf Taf. XIII ersichtlich; die Aussenmembran ist auf der Oberseite etwas dicker als auf der Unterseite. Spaltöffnungen finden

---

1) Vergl. Bornemann (l. c., p. 37) und Kraus (l. c., p. 330).

sich überall auf der Rhachis, auch auf dem sehr kleinen, schmalen Streifen zwischen den Basaltheilen der Fiedern (Taf. XII, Fig. 13 *ch*); mit der grösseren Ausbildung des chlorophyllführenden Rindenparenchyms auf der morphologischen Oberseite der Spindel hängt die grössere Anzahl der Spaltöffnungen zusammen; ein Palissadengewebe aber ist hier nicht wahrzunehmen. Auf den Pinnen gehören die Stomata nur der Unterseite an (31 auf 1 mm^2); sie sind orientirt nach der Längsrichtung der Fiedern und haben eine etwas in die Länge gestreckte äussere Oeffnung.

Hypoderm unter der Epidermis-Oberseite der Pinnen mit Ausnahme der Basis, der Spitze und dem Rande, wo es stark vertreten ist, meistens aus zwei Schichten bestehend; auf der Unterseite, abgesehen von den Gefässbündelbahnen, nur eine Reihe mit schwächeren Zellwänden als auf der Oberseite; über je einem Gefässbündel dagegen lagert stets eine Gruppe von sklerenchymatischen Zellen.

Auch die Assimilationsschicht unter der Epidermis der Oberseite zeigt einen anderen Bau als bei corallipes: es ist ein deutliches Palissadengewebe, dessen Zellen 82 μ hoch und 41 μ breit sind und keine Verdickungsleisten haben.

Das übrige Mesophyll und der Bau der Gefässbündel wie bei corallipes; während jedoch bei dieser Species die Gummigänge nicht in die Pinnen eintreten, sind sie hier bei Denisonii vorhanden; zwischen je zwei Gefässbündeln liegt in gleicher Höhe mit denselben ein Gummigang.

Verlauf der Gefässbündel.

An der Basis der einzigen Stachelspitze, mit welcher jede Pinne endigt, sieht man das freie Ende eines Gefässbündels, welches genau die Mitte des Querschnittes einnimmt; im weiteren Verlaufe nach abwärts rückt es nach dem einen Pinnenrande, während am anderen Rande, 0,2 mm vom ersten Bündel entfernt, das Ende des zweiten sichtbar wird. Das dritte Gefässbündel dagegen endigt nicht mehr frei, sondern legt sich an das erste an und verschmilzt mit demselben; es kommt schliesslich zur Bildung eines Randnervs wie bei corallipes.

Die zahlreichen, in den Fiedern parallel verlaufenden Gefässbündel vereinigen sich in der Rhachis zu je zwei Hauptsträngen, von denen der eine den einen Theil der Pinnenbündel, der andere die übrigen in sich vereinigt.

Diese beiden Bündel einer untersuchten Pinne liefen, nachdem das obere derselben sich mit einem Rhachisstrange vereinigt hatte, in eins zusammen, welches seinen Weg zunächst in der Nähe der Blattstielrinne nahm.

Bei dem Verlaufe der Bündel der benachbarten Pinne war nur die kleine Abwechselung zu beobachten, dass erst nach Vereinigung sämmtlicher Stränge die Commissur mit einem Rhachisbündel eintrat.

Bowenia spectabilis Hook. fil.

Doppelt gefiederte Blätter (Taf. XIII, Fig. 17); die Fiederblättchen sind entweder paarig oder unpaarig vorhanden; dieselben verschmälern sich an der Basis, und der untere Rand läuft an der Spindel bis zur nächsten Pinne herab.

Die Epidermiszellen der Pinnenoberseite sind gleich denen von Macrozamia corallipes: alle gestreckt in der Richtung der Pinnenachse, über den Nervenbahnen etwas schmäler als zwischen denselben; die der Pinnenunterseite über den Nervenbahnen gleich denen der Oberseite, zwischen diesen kürzer und breiter.

Die Spaltöffnungen sind für Bowenia sehr charakteristisch: während sie bei allen anderen Cycadeen nur der Unterseite der Pinnen zukommen[1]), sind sie bei der in Rede stehenden Species stets auch auf der Oberseite zu finden, überall mit ihrer Längsachse orientirt nach der Längsachse der Pinne, zwischen den Nervenbahnen, vereinzelt auch auf denselben liegend.

Die Schliesszellen befinden sich, ähnlich wie bei Stangeria u. a., nur um ein Geringes unter dem Niveau der Epidermiszellen (Taf. XIII, Fig. 20). Auf der Unterseite kommen durchschnittlich 35 Stomata auf 1 mm^2; auf der Oberseite nimmt ihre Zahl von der Basis (14 auf 1 mm^2) gegen die Mitte zu allmählich

1) Siehe p. 347, Anm. 2.

ab; hier sind sie nur noch vereinzelt und zwar vorherrschend auf den Nervenbahnen zu finden, während sie auf der zweiten (= oberen) Hälfte vollständig fehlen. Bemerkenswerth ist noch, dass sich die Spaltöffnungen auf der unteren Hälfte der Pinnenoberseite in der Mehrzahl auf der Mitte derselben vorfinden und gegen die beiden Ränder zu allmählich verschwinden. Auf der primären wie secundären Blattspindel sind sie beiderseits zu finden, und zwar sowohl auf der hervorragenden Kante (Taf. XIII, Fig. 18*o*, *u*), als auch auf den Seitenflügeln (*f*), 14—16 auf 1 mm^2, zahlreicher auf der Unterseite der Seitenflügel.

Ein Hypoderm fehlt vollständig (Taf. XIII, Fig. 21).

Bezüglich des Mesophylls ist hervorzuheben, dass das Assimilationsgewebe nicht palissadenartig ausgebildet und das Schwammparenchym normal ist; die Ausbuchtungen und Arme desselben liegen parallel der Pinnenfläche. Sehr dickwandige Sklerenchymfasern (Taf. XIII, Fig. 21*sk*) werden, parallel der Pinnenachse verlaufend, zerstreut im Schwammparenchym und in geringer Anzahl um die im Querschnitt runden Gefässbündel angetroffen.

Die Gummigänge treten nicht aus der Rhachis in die Fiedern: Drusen oxalsauren Kalkes wurden in sehr geringer Anzahl nur im Blattstiele gefunden.

Verlauf der Gefässbündel.

Die Gefässbündel, welche in allen Theilen der Pinnen dichotomische Verzweigungen zeigen (Taf. XIII, Fig. 17), haben nur in den kleinen Zähnen freie Enden. Ihre Vereinigung an der Basis des Fiederblättchens zu einem einzigen Strange noch vor dem Eintritte in die Rhachis ist nur eine scheinbare, wie durch Serienschnitte leicht erkannt werden kann.

Eine secundäre Rhachis, welche mit gabelig gestellten Pinnen endigt, zeigt folgenden Bündelverlauf: die beiden obersten Fiederblättchen (Taf. XIII, Fig. 18) haben an ihrer Basis je drei getrennte Gefässbündel, von denen die zwei bei der Vereinigung der Blättchen einander näher rückenden sofort zu einem Stamme verschmelzen. Dadurch, dass die übrigen vier Gefässbündel sich zu zwei Strängen ungefähr in der Mitte des Internodiums ver-

einigen, kommen vor dem zweiten Fiederpaar drei getrennte Bündel zu Stande. Auch die Gefässbündel dieser Pinnen zeigen einen ähnlichen Verlauf wie die der vorhergehenden, ausgenommen einige kleine Unterschiede, welche aus der Fig. 18 leicht ersichtlich sind.

Unterhalb des zweiten Fiederpaares beginnt nun die Bildung der kreisförmigen Anordnung der Bündel in der Rhachis auf die Weise, dass sich von den Strängen *a* und *c* (Fig. 18) und zwar von der Holzseite derselben, also gegen die morphologische Oberseite der Rhachis zu, je ein kleines Bündel (g_1, g_2) abtrennt. Unmittelbar vor dieser Trennung sieht man daher die betreffenden beiden Gefässbündel, mit zwei einander gegenüber liegenden Bastpolen versehen, zwischen denen ein gemeinsamer Holztheil sich befindet[1]).

Dioon Lindl.

Den anatomischen Bau der Blätter dieser Gattung hat Kraus (l. c., p. 343) ausführlich behandelt.

Verlauf der Gefässbündel.

Die unverzweigt und parallel verlaufenden Nervenbündel der Pinnen endigen nach Bornemann (l. c., p. 39) ohne äussere Andeutung in dem verdickten Rande; nach Kraus (l. c., p. 330) soll der je äusserste Nerv bei der Verschmälerung des Blattes, dem Rande und seinem inneren Nachbar nahe gekommen, mit letzterem verschmelzen; dieser seinerseits soll weiter oben dasselbe thun, so dass ein durch Verschmelzung der äusseren Nerven hervorgegangener, dem verdickten Rande in einiger Entfernung parallel laufender, in demselben aber nirgends verschwindender Randnerv entsteht.

Der Verlauf der Fiedernerven ist, wenn man das frische Blatt gegen das Licht hält, im Allgemeinen leicht zu verfolgen, denn auf der Unterseite liegt unter jedem Bündel, an die Epidermis sich anschliessend, eine Gruppe von Sklerenchymfasern,

1) Durch freundliche Vermittelung der Herren Prof. de Vries (Amsterdam) und Dr. Bommer (Brüssel) erhielt ich von Prof. Bertrand (Lille) frische Blätter der Bowenia spectabilis. Den genannten Herren besten Dank.

während auf der Oberseite über jedem Strange ein Gummigang verläuft, wodurch die Nervenbahnen mehr hervortreten. Bei makroskopischer Betrachtung der Fiederunterseite scheint die Angabe Bornemann's richtig zu sein, denn man bemerkt das Verschwinden der Nerven am Rande, ohne dass sie sich zu den Nachbarnerven hinneigen; er bleibt stets in gleicher Entfernung von demselben. Querschnitte aber bestätigen sofort die Angabe von Kraus.

Dieses scheinbare Verschwinden der Gefässbündel in dem verdickten Rande hat seinen Grund darin, dass das Sklerenchymfaserbündel, welches unter jedem Gefässbündel sich befindet und den Verlauf desselben äusserlich leicht kenntlich macht, in dem Momente verschwindet, wo ein Nervenbündel an dem Pinnenrande sich gegen sein Nachbarbündel zu neigen beginnt, um sich mit demselben weiter oben zu vereinigen.

Auch die letzten drei Gefässbündel an der Spitze der Fieder fliessen in eins zusammen.

Alle Gefässbündel einer Blattfieder biegen sich an der Basis (bisweilen unter nahezu rechtem Winkel) nach abwärts um, gehen miteinander Verbindungen ein und vereinigen sich endlich zu zwei Strängen, welche entweder getrennt (Taf. XIV, Fig. 27) oder nach ihrer Verbindung (Taf. XIV, Fig. 26) in den nächsten Rhachisstrang einmünden.

Ceratozamia Brong.

Bezüglich des näheren anatomischen Baues der Blätter verweise ich auf Kraus (l. c., p. 342) und will mit Rücksicht auf die Vertheilung der Spaltöffnungen nur erwähnen, dass die morphologische Oberseite der Spindel 1—2 Lagen Hypoderm besitzt, worauf parenchymatische, chlorophyllführende Zellen folgen; diese bilden aber keine zusammenhängende Schicht, sondern werden vielfach von Sklerenchymfasergruppen durchsetzt; Chlorophyll in abnehmender Menge kann noch über die Zone des Sklerenchyms hinaus weit in das Innere hinein heobachtet werden. Auf der morphologischen Unterseite dagegen ist sehr wenig Chlorophyllparenchym vorhanden. Dieser Vertheilung des chlorophyllführenden Gewebes entspricht auch ganz auffallend die Ver-

theilung der Stomata: bei C. brevifrons auf der Rhachisoberseite 10 auf 1 mm², auf der Unterseite 0; bei C. mexicana auf der Oberseite 12, auf der Unterseite 5.

Verlauf der Gefässbündel.

Bei den untersuchten Blättern (von C. brevifrons, robusta und mexicana) bildete das Ende der Rhachis eine mehr oder weniger lange Spitze, in welcher ein Gummigang endete; derselbe theilt sich weiter nach abwärts in zwei Gänge, zwischen denen die ersten Anfänge eines aus dünnwandigen, cambialen Elementen bestehenden Gefässbündels (Taf. XIV, Fig. 25*c*) sichtbar werden, das erst weiter abwärts die ersten getüpfelten Holztracheïden zeigt. Das Vorhandensein dieses mit cambialen Elementen frei endigenden Bündels lässt jedenfalls auf ein andauerndes Spitzenwachsthum dieser Blätter schliessen.

Alle Gefässbündel dieser ganzrandigen Pinnen vereinigen sich stets an der Basis zu einem einzigen Strange, welcher, abgesehen von den beiden Endfiedern, sich sofort mit einem Gefässbündel der Rhachis vereinigt. Die Stränge der Spindel lassen, so weit die Untersuchung reicht — sie erstreckte sich über drei Pinnenpaare —, eine gewisse einfache Gesetzmässigkeit ihrer Anordnung nicht verkennen. Die Vermehrung derselben geht beim Verfolgen nach abwärts so vor sich, dass sich die seitlichen Stränge abwechselnd rechts und links theilen (*d*, *f*, *s*). Unterhalb dieser Theilung kann auch eine zweite eintreten, wobei der eine Gabelstrang nach kurzem Verlaufe sich mit dem benachbarten Rhachisstrange vereinigt (*o*, *p*).

Zamia L.

Der anatomische Bau der Blattfiedern ist erschöpfend von Kraus (l. c., p. 345) behandelt.

Auch diese Gattung hat stets auf beiden Seiten der Blattspindel Spaltöffnungen und zwar auf der morphologischen Oberseite stets eine grössere Anzahl als auf der Unterseite. Das chlorophyllführende, aus rundlichen Zellen bestehende Parenchym zwischen der Epidermis mit ihrem Hypoderm und den Skleren-

chymfaser-Bündeln bildet auf der Oberseite stets eine etwas mächtigere Schicht als auf der Unterseite, wo auch der Chlorophyllgehalt derselben stets ein geringerer ist als auf der Oberseite. Die Zahl der Stomata auf 1 mm² ist bei den untersuchten Arten durchschnittlich folgende:

	Oberseite	Unterseite
	der Rhachis	
Z. muricata	12	6
Z. Loddigesii	8	2
Z. integrifolia	16	8
Z. Leiboldii	16	13

Verlauf der Gefässbündel.

Die Fiedernerven sind bei allen Arten mit verengter Pinnenbasis (z. B. bei muricata, Loddigesii u. a.) dichotom. Bei jenen Species, welche eine fast unverengte Pinnenbasis haben (z. B. Z. calocoma), kann man (nach Bornemann) auch einfach bleibende Bündel beobachten. Bei den Fiedern lässt sich der Verlauf der Nerven auf beiden Blattseiten leicht makroskopisch erkennen. Die Rhachis schliesst bisweilen oben zwischen den beiden Endpinnen mit einer kleinen, meist vertrockneten Spitze ab, in welcher die Enden eines oder dreier Gefässbündel liegen (Taf. XIV, Fig. 24). Bei Zamia Leiboldii beobachtete ich an der Basis dieser Spitze bereits zwischen den acropetalen Rändern der obersten beiden Fiederblättchen das Ende eines central gelagerten Gefässbündels, das nur aus einigen cambialen Zellen und wenigen Spiraltracheïden bestand. Bei Z. Loddigesii (Fig. 24) waren hier drei Gefässbündelenden vorhanden, ein mittleres und zwei seitliche, an welche sich die beiden Stämme der obersten Fiedern anlegten.

Die Bündel einer jeden Pinne vereinigen sich an der Basis zu zwei Strängen, welche erst innerhalb der Rhachis zu einem einzigen verschmelzen und gleich darauf in das nächstliegende Rhachisbündel einmünden.

Wie aus der Fig. 24 ersichtlich ist, so wird die Zahl der Gefässbündel in der Spindel selbst nach dem Eintritte der Nerven des dritten Fiederpaares nicht vermehrt, obwohl öfters Theilungen *(t)* der beiden seitlichen Gefässbündel (*a* u. *c*) vorkommen;

dabei geht der eine, äussere Zweig weiter an der morphologischen Oberseite der Spindel nach abwärts, während der andere gegen die Unterseite sich wendet, sich (im vorliegenden Falle) an das mittlere Bündel (*c*) anlegt und dasselbe verstärkt (*m*, *n*). Auf diese Weise können gleichzeitig drei Gefässbündel zusammenstossen und zu einem bicollateralen Strange (*b*) (mit zwei Bastpolen) werden.

Zusammenfassung.

Von den im Vorausgehenden angeführten Thatsachen sollen die wichtigsten Erscheinungen kurz hervorgehoben und besonders jene berücksichtigt werden, welche einige bisher geltende Ansichten als unrichtig bezeichnen oder die Kenntniss von dem anatomischen Bau der Cycadeenfiedern im Allgemeinen erweitern.

Die Spaltöffnungen kommen in der Regel nur auf der Unterseite der Pinnen vor. Kraus[1]) fand bisweilen an der oberseitigen Fiederbasis von Encephalartos Stomata, was ich an den von mir untersuchten Species (E. lanuginosus, villosus, caffer, brachyphyllus, spinulosus, pumilus) nicht beobachten konnte. Dagegen bildet Bowenia spectabilis eine bisher nicht erwähnte, constante Ausnahme; eine jede Pinne derselben hat auch auf der Oberseite Spaltöffnungen, welche auf der unteren Hälfte derselben so vertheilt sind, dass sie an der Basis am zahlreichsten erscheinen und gegen die Mitte zu allmählich abnehmen, wo sie gänzlich verschwinden. — Auf der Rhachis kommen sie, wie aus der Tabelle (p. 363) ersichtlich ist, auf der morphologischen Oberseite in der Regel in weitaus grösserer Menge vor, als auf der Unterseite, womit ein verschiedener innerer Bau dieser beiden Rhachisseiten verbunden ist. Diesen Unterschied fand ich am auffallendsten bei Cycas ausgeprägt (Taf. XI, Fig. 1, 2). Zwischen der Epidermis der morphologischen Oberseite (*o*) und dem tiefer liegenden sklerenchymatischen Gewebe (*sk*) liegt eine relativ bedeutende Parenchymmasse aus dünnwandigen chlorophyllhaltigen Zellen, deren Transpirationsorgane die zahlreich vorhandenen Spaltöffnungen der Epidermis sind. Auf der

1) Siehe p. 347.

morphologischen Unterseite dagegen (Fig. 2) schliesst an die Epidermis (*u*) sofort ein sklerenchymatisches Gewebe an, welches anfangs dünnwandig (*h*), dann dickwandig erscheint. Dieser anatomische Bau der Rhachis ist, wie bei der Besprechung der einzelnen Species hervorgehoben wurde, bei allen Cycadeen mehr oder weniger deutlich ausgedrückt und jedenfalls als eine Folge der Transpiration aufzufassen[1]). Auffallend ist, wie gesagt, das entgegengesetzte Verhalten der Pinnen, welche in der Regel auf der Oberseite gar keine Spaltöffnungen besitzen. — Was die Anzahl der Spaltöffnungen auf der Unterseite der Fiedern anbelangt, so lässt sich im Allgemeinen sagen, dass kleine, schmale Blättchen (Dioon) die grösste Anzahl, dagegen lange, relativ breite (Ceratozamia) die geringste Menge auf demselben Flächenraume besitzen. Cycas, Encephalartos und Zamia zeigen nur geringe Differenzen, Macrozamia Denisonii mit schmalen langen Fiederblättchen eine kleine, dagegen Macrozamia corallipes trotz der kleinen, schmalen Pinnen ebenfalls nur eine sehr geringe Anzahl von Spaltöffnungen.

Im Folgenden gebe ich eine Uebersicht über die Vertheilung und Zahl der Spaltöffnungen auf je 1 mm^2:

	Pinne		Rhachis	
	Oberseite	Unterseite	Oberseite	Unterseite
Cycas glauca	0	49	27	1
" Rumphii	0	56	35	7
" madagascariensis	0	49	24	7
Encephalartos lanuginosus	0	45	16	4
" villosus	0	41	16	1
" caffer	0	54	9	10
" brachyphyllus	0	52	17	7
" spinulosus	0	42	17	7
" pumilus	0	45	16	8
Stangeria paradoxa	0	54	13	10
Macrozamia corallipes	0	29	21	10
" Denisonii	0	31	17	8

1) Bei den Farnkräutern, welche gleich den Blättern der Gattung Cycas in der Jugend von hinten nach vorn eingerollt sind, hat die Rhachis entweder keine oder nur sehr wenige Spaltöffnungen, was mit dem Baue derselben (so weit meine Untersuchungen reichen) vollkommen übereinstimmt: unter der Epidermis liegt ein, seltener collenchymatisches, meistens sklerenchymatisches Gewebe.

	Pinne		Rhachis	
	Oberseite	Unterseite	Oberseite	Unterseite
Bowenia spectabilis	14[1])	35	14	14
Dioon edule	0	81	10	10
„ angustifolia	0	72	16	7
Ceratozamia brevifrons	0	24	10	0
„ mexicana	0	31	12	5
„ robusta	0	28	7	4
Zamia Leiboldii	0	43	16	13
„ muricata	0	45	12	6
„ Loddigesii	0	60	8	2
„ integrifolia	0	53	16	8

Das Hypoderm der untersuchten Cycasarten (C. glauca, Rumphii, madagascariensis) war nur auf der Oberseite zu finden und bestand aus einer oder mehreren Schichten, deren Zellen langgestreckt, wenig verdickt, spitz endigend und durch dünnwandige Scheidewände gefächert waren. Es muss erwähnt werden, dass es an manchen Stellen vollständig fehlt; so fand ich bei Cycas glauca zu beiden Seiten des Mittelnervs je eine grosse, zusammenhängende Partie vollkommen hypodermfrei, so dass an diesen Stellen das Palissadengewebe unmittelbar an die Epidermis angrenzt; bei Cycas Rumphii und madagascariensis ist in der Mitte der Pinne (in Beziehung auf die Längendimension) nur ein kleines Stück am Rande und an dem Mittelnerven mit Hypoderm versehen, so dass es nur an der Basis und der Spitze die ganze Breite einnimmt, während es dem grösseren Pinnentheile vollkommen fehlt. Ebenso sind bei Ceratozamia brevifrons grosse Flächen ohne Hypoderm. — Bei Encephalartos ist es auf der Oberseite mehrschichtig, auf der Unterseite nur unter den Gefässbündelbahnen, und zwar in Gruppen vorhanden; E. caffer besitzt auf beiden Blattseiten Hypoderm, auf der Unterseite ist es einschichtig, seine Elemente nur wenig verdickt. Macrozamia corallipes zeigt auf beiden Pinnenseiten nur über den Gefässbündelbahnen je eine Schicht dickwandiger Hypodermzellen, Denisonii dagegen auf der Oberseite meistens zwei Schichten, auf der Unterseite, ab-

1) An der Basis der Pinne.

gesehen von den Gefässbündelbahnen, eine Schicht aus nur schwach verdickten Zellen; über den Gefässbündelbahnen dagegen stets eine Gruppe von dickwandigen Sklerenchymfasern. Bowenia ist dadurch charakteristisch, dass das Hypoderm vollständig fehlt.

Das Palissadengewebe ist bei Cycas und Encephalartos fast ausschliesslich sehr vollkommen ausgebildet; die Zellen desselben sind bei C. madagascariensis durchschnittlich 120 μ hoch und 20 μ breit, bei glauca und Rumphii etwas niedriger; bei Encephalartos brachyphyllus 105 μ hoch, bei caffer nur 42. Macrozamia Denisonii und corallipes zeigen bezüglich des Palissadengewebes einen auffallenden Unterschied: während dasselbe bei Denisonii sehr deutlich bemerkbar ist — seine Zellen sind 82 μ hoch und 41 μ breit — ist es bei corallipes kaum mehr als solches erkennbar; seine Elemente sind hier nur 57 μ hoch und 41 μ breit. — Bowenia spectabilis hat neben anderen Eigenthümlichkeiten auch die, dass ein Palissadengewebe fehlt; die Parenchymschicht unmittelbar unter der Epidermis der Oberseite besteht aus Zellen, welche entweder annähernd cubisch oder sogar deutlich breiter als hoch sind. — Was die Gefässbündel betrifft, so ist zu bemerken, dass freie Bündelenden nur an der Spitze der Pinnen und in den eventuell vorhandenen Blattzähnen vorkommen. Bei Macrozamia sind am Ende einer jeden Pinne, wo 1—2 kleine Stachelspitzen stehen, 2—4 freie Bündelenden vorhanden, welche nur aus wenigen Tüpfeltracheïden und Sklerenchymfasern bestehen. — Dass sämmtliche Bündel der Pinnen, welche mehrere parallel verlaufende Nerven besitzen, an der Basis der Fieder oder innerhalb der Rhachis sich zu einem einzigen Strange vereinigen, ist nur theilweise richtig[1]), so bei Ceratozamia, wo der gemeinsame Strang sich sofort mit dem nächsten Gefässbündel der Rhachis verbindet. Dasselbe gilt von Zamia; bei Dioon vereinigen sich alle Gefässbündel einer Pinne zu zwei

1) Die bisher geltende irrige Ansicht, dass sämmtliche Gefässbündel der Cycadeenpinnen sich zu einem einzigen Strange vereinigen, ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass die betreffenden Untersuchungen an Längsschnitten und nicht an Serienquerschnitten angestellt wurden. Da die Gefässbündel nach dem Austritte aus der Pinne nicht in einer Ebene liegen, so sind Täuschungen sehr leicht möglich.

Strängen und münden entweder getrennt oder nach ihrer Verbindung in den nächsten Spindelstrang. Ebenso ist es bei Macrozamia Denisonii; bei M. corallipes dagegen vereinigten sich (in dem untersuchten Blatte) nur die Bündel von drei Pinnen an der Spitze zu je einem Strange (Taf. XII, Fig. 12). — Bei Encephalartos brachyphyllus war an den durch Serienschnitte untersuchten Pinnen deutlich zu erkennen, dass sich ein Theil der Fiederbündel mit zwei bereits vorhandenen Rhachissträngen vereinigte, während die Verbindung der übrigen zu einem selbstständigen Rhachisbündel wurde. — Auch bei Stangeria und Bowenia kommt es zu keiner Vereinigung sämmtlicher Pinnenbündel zu einem Strange.

Das Vorkommen von Drusen oxalsauren Kalkes in dünnwandigen Parenchymzellen, zerstreut im Mesophyll, insbesondere aber um die Gefässbündel und in unmittelbarer Nähe der Sklerenchymfasern ist eine häufige und bekannte Erscheinung (Macrozamia, Encephalartos u. a.); seltener werden sie in Epidermiszellen angetroffen, so bei Stangeria paradoxa auf der Unterseite der Pinnen und bei Dioon in dünnwandigen Zellen. — Hervorzuheben ist das bisher nicht bekannte Vorkommen von Drusen auf der Pinnenoberseite von Encephalartos caffer. An dem Rande, an der Basis und auf der Spitze der Fiedern bemerkt man zwischen den Epidermiszellen, und zwar an der Aussenseite derselben sehr oft schwarze Flecken, welche bei Anwendung einer schwachen Säure sich aufhellen und je eine, seltener zwei Drusen oxalsauren Kalkes erkennen lassen. Dieselben liegen in nach aussen sich erweiternden Intercellularräumen[1]), welche durch die Cuticula der Epidermiszellen nach aussen hin abgeschlossen sind (Taf. XI, Fig. 6—8). Bei Bowenia spectabilis fand ich den Kalk nur im Grundgewebe der primären und secundären Blattstiele. —

1) Bekanntlich nimmt der oxalsaure Kalk in der Regel eine dreifache Lage der pflanzlichen Zelle gegenüber ein: entweder erscheint er als Inhaltskörper oder der Zellmembran eingelagert oder der Zellwand aussen aufsitzend. (Kohl, Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure, 1889, p. 37.)

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI.

Fig. 1—3. Cycas glauca.

Fig. 1 u. 2. Querschnitt durch das Rindengewebe der Rhachis auf der morphologischen Oberseite (1) und Unterseite (2) derselben; *p* = palissadenartig ausgebildetes Parenchym; *sk* = sklerenchymatische Zellen; *o* = Epidermis der Oberseite; *u* = Epidermis der Unterseite; *h* = sklerotische Parenchymzellen. Vergr. 200.

Fig. 3. Verlauf der Gefässbündel von zehn Pinnen (1—10). Die Vermehrung der Rhachisstränge geschieht durch Theilung derselben.

Fig. 4. Cycas madagascariensis. Verlauf der Gefässbündel der obersten zwölf Pinnen (1—12).

Fig. 5—8. Encephalartos caffer.

Epidermiszellen der Pinnenoberseite von der Mitte der Pinne (5, Vergr. 200), von der Basis der Pinne (6, Vergr. 325), mit einem dunklen Fleck; bei Anwendung verdünnter Salzsäure hellt sich dieser Fleck auf, und man erkennt eine Druse oxalsauren Kalkes, nach deren Auflösung ein Intercellularraum (7, *i*, Vergr. 325) sichtbar wird; dieser Krystallraum in 8 (Vergr. 440) im Querschnitte durch die Epidermis.

Tafel XII.

Fig. 9. Encephalartos pumilus. Epidermiszellen der Pinnenoberseite. Vergr. 200.

Fig. 10—12. Macrozamia corallipes.

Fig. 10. Epidermiszellen der Pinnenoberseite. Vergr. 200.

Fig. 11. Epidermiszellen der Pinnenunterseite. Vergr. 200.

Fig. 12. Verlauf der Gefässbündel der obersten sechs Pinnen ($p_1 - p_6$) eines Blattes; *o* = Gefässbündel am oberen, *u* = am unteren Rande der Pinne, deren Fläche mit der Rhachisachse parallel ist; bei *a* Vereinigung sämmtlicher Bündel einer Pinne zu einem Rhachisstrange. Das Nähere im Texte.

Fig. 13. Macrozamia Denisonii. Querschnitt durch die Rhachis; schwach vergrössert. p_1, p_2 = die herablaufenden Ränder zweier Pinnen, deren Gefässbündel an der morphologischen Oberseite der Rhachis einen Bogen (g_1, g_2) bilden; *sk* = Sklerenchymfasern; *ch* = chlorophyllführendes Parenchym; *h* = Holztheil; *b* = Basttheil der Gefässbündel.

Fig. 14. Encephalartos brachyphyllus. Verlauf der Gefässbündel zweier Pinnen (*A*, *B*) in der Rhachis. Die Gefässbündel *x*, *y*, *z*, *u*, *v*, *r* liegen an der morphologischen Oberseite der Rhachis. 1—8 = Gefässbündel der Pinne *A*. Das Bündel (8) vereinigt sich mit dem Rhachisstrange (*x*); die vereinigten Bündel (7 u. 6) mit dem Rhachisstrange (*y*). Eine Verbindung sämmtlicher Gefässbündel einer Pinne zu einem einzigen Strange findet nicht statt, wie auch aus dem Verlaufe der Pinnenbündel *B* ersichtlich ist.

Tafel XIII.

Fig. 15. Macrozamia corallipes. Das Ende eines blind verlaufenden Gefässbündels an der Spitze einer Pinne im Querschnitte; t = Tracheïden; sk = Sklerenchymfasern. Vergr. 325.

Fig. 16. Macrozamia Denisonii. Epidermis der Oberseite von der Mitte einer Blattfieder. Vergr. 200.

Fig. 17—21. Bowenia spectabilis.

Fig. 17. Das doppelt gefiederte Blatt, verkleinert.

Fig. 18. Verlauf der Gefässbündel von vier Fiederblättchen (p_1—p_4); bei x und y Querschnitte durch die Rhachis, welche in 18x und 18y sichtbar sind. Die gleichen Gefässbündel in 18 und 18y sind mit denselben Buchstaben bezeichnet; o = morphol. Oberseite; u = morphol. Unterseite der Rhachis; f = Rhachisrand. Die von a und c losgetrennten Gefässbündel g_1 und g_2 (18y) haben den Basttheil nach oben, den Holztheil nach unten gerichtet.

Fig. 19. Epidermiszellen der Pinnenunterseite mit einer Spaltöffnung; bei w je zwei dünnwandige Stellen der beiden Schliesszellen. Vergr. 325.

Fig. 20a u. 20b. Querschnitte durch eine Spaltöffnung, 20a = durch die Mitte der Längsachse; 20b = durch das Ende derselben, um die beiden dünnwandigen Stellen (w) der Schliesszellen hervorzuheben. Vergr. 325.

Fig. 21. Querschnitt durch eine Pinne; das Hypoderm fehlt vollständig; o = Epidermis der Oberseite; u = Epidermis der Unterseite; sk = Sklerenchymfasern; sch = dünnwandiges Parenchym mit wenigen Intercellularräumen; s = Spaltöffnung. Vergr. 325.

Tafel XIV.

Fig. 22 u. 23. Stangeria paradoxa.

Fig. 22. Querschnitt durch die Rhachis an der Basis der beiden obersten Pinnen; r = Rinne; co = Collenchym; die punktirten Linien deuten die allmähliche Vereinigung der Gefässbündel a, b und c zu einem Rhachisstrange an.

Fig. 23. Verlauf der Gefässbündel von vier Pinnen (p_1—p_4).

Fig. 24. Zamia Loddigesii. Verlauf der Gefässbündel dreier Pinnenpaare und drei Rhachisquerschnitte, entsprechend den Stellen x, y und z der Rhachis.

Fig. 25. Ceratozamia brevifrons. Verlauf der Gefässbündel der obersten sechs Pinnen. c = Gefässbündelende in der Rhachisspitze. Die Bündel jeder Pinne vereinigen sich zu einem einzigen Strange.

Fig. 26 u. 27. Dioon edule.

Verlauf der Pinnenbündel; r = Rhachisstrang; die Pinnenbündel vereinigen sich entweder zu einem einzigen Strange (26), oder dieselben münden in zwei Abtheilungen in den nächsten Rhachisstrang (27).

Ueber Bau und Wachsthum der Wurzelspitze von Angiopteris evecta Hoffm.

Von

Ludwig Koch.

Mit Tafel XV u. XVI.

Nach Russow[1]) wird das Scheitelwachsthum der Marattiaceenwurzel nicht durch eine, sondern durch mehrere Scheitelzellen vermittelt. Die kleineren unterirdischen Wurzeln sollen auf dem Medianschnitt nicht über sechs Scheitelzellen besitzen, die grossen Luftwurzeln dagegen 7—10 (Marattia) und 12—18 (Angiopteris). Diese verhältnissmässig grossen, mit hellem Plasma versehenen Zellen theilen sich längs und quer und bilden einerseits Rinde und Epidermis, andererseits das axile Gefässbündel und die Wurzelhaube fort. Letzteres geschieht durch die centralen, ersteres durch die peripherischen Scheitelzellen.

An eine Bemerkung Reinke's[2]), nach welcher die den Scheitel der Marattiaceenwurzel einnehmenden Zellen doch wohl nicht gleichwerthige Scheitelzellen sind, die peripherischen mehr die Bedeutung von Segmenten einer einzigen mittleren, durch bedeutendere Turgescenz ausgezeichneten Scheitelzelle besitzen, knüpft Holle[3]) an. Dieser Autor fand an den unterirdischen Wurzeln von Marattia cicutaefolia eine einzige, die

---

1) Russow, Vergleichende Untersuchungen etc. der Leitbündelkryptogamen mit Berücksichtigung der Histologie der Phanerogamen. Mémoires de l'académie impériale des sciences de St. Pétersbourg, VII. Sér., Tom. XIX, 1872, p. 107.

2) Reinke, Zur Geschichte unserer Kenntnisse vom Bau der Wurzelspitze. Botanische Zeitung 1872, p. 670.

3) Holle, Ueber Bau und Entwickelung der Vegetationsorgane der Ophioglosseen. Botanische Zeitung 1875, p. 301.

benachbarten Zellen an Durchmesser übertreffende Zelle, welche im Gegensatz zu der normalen Scheitelzelle der Farnwurzel nicht dreiseitig pyramidal, sondern vierseitig ist. Dementsprechend werden die Segmente auch nach vier Seitenflächen abgegeben. Die radiale Theilung der Segmente gehe der tangentialen voraus.

Aehnlich verhalten sich die schwächeren Bodenwurzeln von Angiopteris[1]). Bei den stärkeren dagegen sei der Theilungsmodus complicirter. Die Segmente werden selbstständiger. Bei den oberirdischen Wurzeln endlich soll eine einzige Scheitelzelle nicht mehr nachzuweisen sein.

Schwendener[2]) nimmt für die Wurzeln von Angiopteris und Marattia vier, den medianen Längsschnitt berücksichtigt, also zwei Scheitelzellen an, welche nebeneinander, gruppirt um die Mittellinie des Organs, liegen. Die nach oben abgeschnittenen Zellen gehören fortan zum Wurzelkörper, die nach unten abgeschnittenen zum Calyptrogen.

Derartig sich widersprechende Angaben liessen die Neubearbeitung der Marattiaceenwurzel wünschenswerth erscheinen. Zudem war eine solche auch aus folgenden Gründen angezeigt.

Sachs[3]) fasst bekanntlich die Scheitelzelle als Lücke in dem Constructionssystem auf. Eine Ergänzung der hier und in den Segmenten fehlenden Peri- und Antiklinen würde zu dem den Vegetationspunkten der höheren Gewächse typischen Zellnetz führen. Gerade im Hinblick auf die theoretische Deutung der Scheitelzelle dürften nun diejenigen Fälle eine eingehende Untersuchung lohnen, bei denen ein Uebergang vom einzelligen Scheitel zum mehrzelligen in obigem Sinne stattfindet. Nach der vorliegenden Literatur war zu erwarten, dass es sich bei Angiopteris um einen derartigen Fall handelt.

---

1) Holle, Königl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Sitzung vom 8. Jan. 1876, p. 20 der Göttinger Nachrichten.

2) Schwendener, Ueber das Scheitelwachsthum der Phanerogamenwurzeln. Sitzungsberichte der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1882, p. 193.

3) Sachs, Ueber die Anordnung von Zellen in jüngsten Pflanzentheilen. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, Bd. II, Heft I, 1878, p. 90.

Eigene Untersuchungen.

Zur Untersuchung gelangten sowohl die dicken oberirdisch entstehenden Wurzeln, als auch die dünnen unterirdischen von Angiopteris evecta Hoffm. Erstere wurden kurz nach ihrem Hervortreten — die Länge betrug etwa 5 cm — der Pflanze entnommen. Von den Bodenwurzeln fanden nur die ganz hellen, durchschimmernden Verwendung, von denen sich annehmen liess, dass sie sich in lebhaftem Wachsthum befanden. Die Spitzen beider Arten von Wurzeln wurden in Paraffin eingebettet und mittelst des Mikrotoms zu Längs- und Querschnittserien verarbeitet. Die Dicke der Einzelschnitte betrug 10—15 μ. Zur Färbung diente meist Hämatoxylin.

Prüfen wir zunächst den in Fig. 1, Taf. XVI gezeichneten Medianschnitt. Die Mitte des Wurzelscheitels nimmt eine grosse Zelle *(S)* ein, welche augenscheinlich erst vor Kurzem durch eine Querwand (unter *a*) eine Zelle nach oben, gegen das im Entstehen begriffene axile Gefässbündel hin, abgegeben hat. An entgegengesetzter Stelle — gegen die Wurzelhaube hin — wurde schon etwas früher eine ähnliche Wand *(c d)* angelegt. Genetische Beziehungen zu den sich ebenfalls durch Grösse auszeichnenden seitlichen Zellen bei *i* und *k* sind an dem vorliegenden Präparat nicht mit Sicherheit festzustellen. Dieses dürfte indessen erklären, wie Holle zu der Annahme einer vierseitigen Scheitelzelle gelangte. Sehen wir, ob eine derartige Zelle sich auch auf Querschnitten nachweisen lässt.

Da man nicht ein und dasselbe Object längs- und querschneiden kann, so ist man natürlich darauf angewiesen, sich aus einer grösseren Zahl Querschnittserien solche herauszusuchen, die dem studirten Bilde wenigstens ungefähr entsprechen. In dem in Fig. 3, Taf. XVI abgebildeten Querschnitt liegt eine grössere Zelle *(S)* in der Mitte des Wurzelscheitels, die, wenn man von der starken Brechung, welche eine der Wände *(a—c)* erfahren hat, absieht, als eine vierseitige bezeichnet werden kann. Ein längsgeführter dünner, gerade diese Zelle halbirender Medianschnitt müsste dem oben beschriebenen Längsschnitt so ziemlich entsprechen.

Gerade der Querschnitt beweist aber nun, dass man eine in der Längsansicht prägnant hervortretende Zelle des Scheitels noch nicht als Scheitelzelle auffassen darf. Ein Theilungsmodus parallel den hier hervortretenden vier Seitenwänden, wie ihn Holle annimmt, ergiebt sich keineswegs aus dem vorliegenden Bild. Die fragliche Zelle (*S* Fig. 3, Taf. XVI) scheint die Tochterzelle einer Mutterzelle zu sein, die wir uns durch die Wände *a*—*d* begrenzt denken müssen. Diese nicht absolut genau im Scheitelpunkt liegende Mutterzelle hat sich zunächst durch eine Längswand *e f* in zwei ziemlich gleich grosse Hälften getheilt, deren eine durch eine senkrecht auf der erst entstandenen Wand hergestellte zweite (bei *h*) in zwei weitere Zellen zerfallen ist. In der andern die Scheitelmitte einnehmende Hälfte — die von uns zuerst betrachtete Zelle bei *S* — steht eine derartige Theilung noch aus.

Besser als mit der Holle'schen Auffassung stimmt der Querschnitt mit der Schwendener'schen überein. Es hat den Anschein, als ob dessen vier nebeneinander liegende Scheitelzellen im Entstehen begriffen sind. Dass diese erst entstehen, dass sie ferner nicht absolut genau in der Mitte des Wurzelscheitels liegen, spräche zunächst noch nicht gegen die Schwendener'sche Deutung. Allerdings kann man verlangen, dass bei einem Wachsthum mit vier Scheitelzellen diese wenigstens für gewisse längere Zeitabschnitte persistent sind. Das vorliegende Einzelpräparat giebt indessen noch keinen Aufschluss über die Persistenz in diesem Sinne. Es könnte ja einer Wurzel entnommen sein, welche — die neue Vegetationsperiode hatte soeben begonnen — erst zu wachsen anfängt und dementsprechend die vier Scheitelzellen herzustellen im Begriff ist. Hiermit liesse sich auch die noch nicht genau centrale Lage der betreffenden Zellen erklären.

Dass derartige Zellen sich auch genau in der Mitte des Wurzelscheitels befinden können, zeigt Fig. 4, Taf. XVI. Dessen sich rechtwinkelig schneidende Medianebenen fallen so ziemlich mit den bei *A B* und *C D* angedeuteten Wänden zusammen. Folgt man diesen in die Wurzelmitte, so zeigt sich, dass die Kreuztheilung der oben erwähnten grossen, auf dem Querschnitt quadratischen Zelle *a*—*d* in dem vorliegenden Entwickelungsstadium vollständig durchgeführt ist. Vier grosse, ähnlich ge-

staltete Tochterzellen nehmen die organische Achse in sich auf, sie könnten den Schwendener'schen Scheitelzellen entsprechen.

Bei deren näherer Prüfung fällt der Theilungsmodus in's Gewicht. Eine Beurtheilung desselben, soweit er sich auf die seitlich abzugebenden Zellen bezieht, lässt der Querschnitt bereits zu. Wir finden, dass sich die ziemlich gleich grossen Tochterzellen *a, b, c, d* zunächst parallel zu den Aussenwänden der Mutterzelle getheilt haben.

Sollen diese Theilungen denjenigen der typischen Scheitelzelle der Kryptogamen entsprechen, so müssten gleichlaufend mit den genannten Aussenwänden in jeder der Tochterzellen zwei Wände eingeschoben werden und zwar in den vier Scheitelzellen, welche die einzelne typische der Kryptogamen zu vertreten hätten, in der bekannten bestimmten Folge. Ferner müssten sich die vier Scheitelzellen vor den so entstehenden Segmenten durch Grösse auszeichnen und übereinstimmend mit ihrer zu Gunsten des Gesammtorgans sich geltend machenden unbegrenzten Theilungsfähigkeit wenigstens für längere Zeitabschnitte ihre Lage beibehalten.

Keine dieser Voraussetzungen trifft nun hier zu.

Zunächst fehlt die genannte Gesetzmässigkeit der Theilungsfolge. Wie sich aus der Lage und Anordnung der ersten Parallelwände ergiebt, schliessen diese ihrer Entstehung nach nicht aneinander an. Es sind sogar, was die Abspaltung von Segmenten nach Aussen anlangt, Lücken vorhanden. Es stehen noch Spaltwände zwischen den bereits angelegten aus, wie sich aus der Beobachtung der letzteren ergiebt, die in den Zellen bei *a* und *b* Fig. 4, Taf. XVI in Ebenen rechtwinkelig zu denjenigen der Wände in *c* und *d* verlaufen.

Differenzen der Grösse, wie sie oben angedeutet wurden, sind zwar in frühen Entwickelungsstadien (Fig. 4, Taf. XVI) zuweilen vorhanden. In späteren dagegen (Fig. 5, Taf. XVI) verwischen sie sich mehr und mehr. In dem in letzterer Figur gegebenen Bild lassen sich zwar die um die organische Achse gruppirten, noch ziemlich gleich grossen vier Scheitelzellen *(a—d)* unschwer erkennen, deren Theilungsmodus läuft aber hier augenscheinlich nicht auf die Abschnürung räumlich kleinerer Segmente, sondern auf mehr oder minder vollständige Fächerung in annähernd gleich grosse Zellen unter Kreuztheilung hinaus.

Durchgeführt ist die Kreuztheilung in der Tochterzelle bei *a*. In den Zellen bei *b* und *c* fehlt noch je eine Wand. Die Zelle bei *d* endlich zeigt Unregelmässigkeiten insofern, als die mit der Theilung rückständige Zelle *(S)* — es ist die der organischen Achse angrenzende — ihr Segment, welches bereits eine Doppeltheilung vorgenommen hat, bedeutend an Grösse übertrifft. Diese eine Zelle, wir finden sie auch in Fig. 3 bei 4, Taf. VI der Schwendener'schen Arbeit[1]), rückt, wie wir noch sehen werden, unter Verschiebung seitlicher Elemente mehr und mehr in die Mitte des Wurzelscheitels. Sie gleicht später derjenigen, welche wir bei *a—d* Fig. 3, Taf. XVI beschrieben haben, derselben, welche unter entsprechender Vergrösserung in Kreuztheilung zu treten hatte, um die vier Schwendener'schen Scheitelzellen herzustellen.

Ob wir unter diesen Umständen überhaupt noch von Scheitelzellen sprechen dürfen, wird später zu erörtern sein. Für jetzt genüge der Hinweis, dass deren Persistenz in Frage gestellt ist.

Der erste Längsschnitt, den wir studirt haben (Fig. 1, Taf. XVI), zeigt inmitten des Wurzelscheitels eine einzige grössere Zelle, diejenige des Querschnittes Fig. 3, Taf. XVI bei *S*. Der nächste Schnitt derselben Längsschnittserie, welcher die zur Zelle *S* gehörige Schwesterzelle *e b f d* derselben Figur trifft, müsste am Scheitel zwei Zellen, solche rechts und links der Mittellinie, wahrnehmen lassen. Ein ähnliches Bild würde aber auch dann entstehen, wenn man eine Längsschnittserie so herstellt, dass die Schnittebene gegenüber derjenigen der ersten Längsschnittserie um 180° gedreht wird. Von der grossen in Kreuztheilung begriffenen Zelle des Wurzelscheitels (*a—d* Fig. 3, Taf. XVI) giebt dann das mikroskopische Bild nur die Theilungswand *e f*, während die in der Ebene des Objectträgers liegende bei *h* sich der Beobachtung entzieht.

In den beiden zuletzt verglichenen Fällen würden somit Differenzen nur in Bezug auf die mehr oder minder genau centrale Lage der betreffenden Derivate der in Längstheilung getretenen scheitelständigen Zelle *a—d* zu verzeichnen sein. Da es sich hier um dicht einander anstossende Zellen handelt, so sind derartige

---

1) Sitzungsberichte der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1882.

Differenzen kaum von praktischer Bedeutung. Sie drücken sich in dem mikroskopischen Bilde auch in Bezug auf den Anschluss seitlicher Zellen und den Kurvenverlauf des Gesammtzellnetzes nicht aus.

In dem in Fig. 1, Taf. XV gegebenen Längsschnitt mit bereits zwei scheitelständigen Zellen (bei *S*), wurde die Wurzelspitze nahezu vollständig gezeichnet. Ein im Entstehen begriffenes axiles Gefässbündel (*G*) ist bereits deutlich erkennbar. Es wird umgeben von embryonalem Gewebe (*P*), welches in die quantitativ verhältnissmässig mächtige Rinde überzugehen bestimmt ist. Ziemlich deutlich tritt an höherer Stelle (bei *E*) bereits die Epidermis hervor und an entgegengesetzter (bei *B*) die Wurzelhaube. Deren Meristem liegt in der Nähe der vermeintlichen Scheitelzellen. Es macht sich hier in aller Schärfe bemerkbar und es zeigt sich auch, dass seine Thätigkeit sich nicht nur auf die Herstellung der Wurzelhaube erstreckt, sondern auch auf diejenige der Epidermis und der äusseren Rindenlage.

Dies ist schon daraus zu ersehen, dass die betreffenden sich lebhaft periklin theilenden Zellen (über *g*—*h* Fig. 1, Taf. XV) unter Vergrösserung und entsprechender Theilung in die letztgenannten Gewebe direct auslaufen. Ein schärferes Hervortreten der Epidermis — noch mehr trifft dies für die Rinde zu — findet erst allmählich, an höherer Stelle der Wurzel statt.

Bezüglich der Rinde wurde bereits erwähnt, dass sie ziemlich mächtig angelegt werden soll. Das hierfür in Frage kommende embryonale Gewebe des Wurzelscheitels hat dementsprechend zunächst vorzugsweise in die Dicke zu wachsen. Eine nach oben (gegen *P* Fig. 1, Taf. XV) sich successiv steigernde diesbezügliche Volumzunahme der Substanz des Vegetationspunktes tritt hervor, ein Wachsthum der betreffenden unter einem gemeinsamen Bildungsgesetz stehenden Energiden in vorzugsweise antikliner Richtung findet statt. Mit der hiermit Hand in Hand gehenden Vergrösserung der Energiden, wird deren Zurückführung in die kleineren, für embryonales Gewebe typischen Formen angestrebt. Dies geschieht durch Einschalten von Wänden, die in ihrer Gesammtheit peri- und antiklinen Kurven entsprechen.

Das antikline Wachsthum, und demgemäss das Einschieben perikliner Wände erfolgt in reinster Form in den den vermeint-

lichen Scheitelzellen direct anstossenden seitlichen Complexen embryonalen Gewebes. An etwas höherer Stelle der Wurzelspitze zeigt sich das Längenwachsthum oder genau genommen ein Wachsthum in perikliner Richtung schon in ausgesprochener Form. Antikline Wände gesellen sich hier zu den periklinen. Beide werden in ziemlich gleicher Zahl da auftreten, wo, was an anschliessend höherer Stelle der Wurzel der Fall ist, beiderlei Wachsthum mit so ziemlich gleicher Intensität stattfindet. Die Energide als solche betrachtet zeigt hier Kreuztheilung unter gleichmässiger Vergrösserung ihres Volumens.

Ist das Rindengewebe seiner späteren Dicke entsprechend angelegt, so tritt wieder eine mehr einseitige Vergrösserung seiner Elemente in den Vordergrund. Hier, an der Uebergangsstelle embryonalen Gewebes in definitives, oder in der jungen Rinde selbst, die als solche schon deutlich in einer über *P* Fig. 1, Taf. XV befindlichen Querzone der Wurzel hervortreten würde, überwiegt das Längenwachsthum mehr und mehr und demgemäss auch die Einschaltung antikliner, oder da das Organ hier schon ziemlich cylindrisch ist, querer Wände.

Früher, also näher dem Wurzelscheitel, zeigen sich die Anfänge der Individualisirung der zu dem axilen Gefässbündel gehörigen oder genauer genommenen der für dieses bestimmten Elemente. In die Individualisirung tritt embryonales Gewebe über den vermeintlichen Scheitelzellen und ihren Segmenten — wir haben bereits gesehen, dass es, insoweit beide in Betracht kommen, durch Quertheilung (bei *a* Fig. 1, Taf. XVI) ergänzt wird — ein. Zunächst führt dies zur Anlage von trachealen Zellen.

Deren Initialen — hierunter sind diejenigen Zellen zu verstehen, welche die trachealen Zellröhren des Gefässbündels fortzusetzen bestimmt sind und die sich gegenüber dem embryonalen Gewebe, dem sie entstammen, durch ihre Breite kenntlich machen — waren in dem vorliegenden Entwickelungsstadium oft nur durch eine Zelle von den vermeintlichen Scheitelzellen getrennt. In den Fig. 1, Taf. XV und XVI finden wir diese Initialen bei *i*.

Nicht alle Gefässreihen greifen nun so tief in die Wurzelspitze ein. Gewöhnlich bezieht sich dies nur auf die ersten drei oder vier eines vierstrahligen Xylemsternes (Fig. 15 und 16, Taf. XVI). Die hinzukommenden Reihen mehrstrahliger Sterne der

ausgebildeten Wurzel sowie die äusseren Elemente der ersten vier Strahlen (Fig. 17—19, Taf. XVI) entwickelten sich meist erst an höherer Stelle der Wurzel, und nachdem deren axiler Strang schon an Dicke zugenommen hat.

Im Hinblick auf die räumlichen Verhältnisse der Gesammtwurzel ist die Dicke des axilen Stranges keine bedeutende. Es mag hiermit zusammenhängen, dass schon so früh mit der Herstellung des Gefässbündels begonnen werden kann. Während für die verhältnissmässig mächtige Rinde erst ein annähernd genügendes Zellmaterial geschaffen werden muss, was, wie wir sahen, unter ziemlich auffallendem Dickenwachsthum des betreffenden, nahe der Wurzelspitze befindlichen, embryonalen Gewebes geschieht, bedarf es ähnlich auffallender Wachsthumsvorgänge hinsichtlich des Centralstranges nicht. Es genügt, wenn dessen Dicke entsprechend successiv neue Stücke seitens des embryonalen Gewebes angegliedert werden, die alsbald unter nahezu ausschliesslichem Längenwachsthum in die Differenzirung eintreten können.

Zudem kommt in Betracht, dass besonders die peripherischen Elemente des Centralstranges die Eigenschaften des embryonalen Gewebes noch längere Zeit beibehalten. Auf die sich hier allmählich vollziehende Theilungs- und Wachsthumsthätigkeit entfällt der grössere Theil des an sich nicht bedeutenden Dickenwachsthums und die hiermit Hand in Hand gehende Ergänzung primärer Xylemstrahlen durch meist kleinere dickwandigere Gefässformen, ferner die Anlage secundärer Strahlen, endlich diejenigen des Pericambiums (Fig. 17—19, Taf. XVI).

Eine centripetale Entstehungsfolge der trachealen Elemente des Xylems nach Analogie derjenigen in den Wurzeln vieler höheren Gewächse ist also nicht anzunehmen. Von den früh und gleichzeitig angelegten primären Gefässen ausgehend, findet im Gegentheil eine centrifugale, die dickwandigeren schmäleren Gefässformen betreffende statt.

Zuletzt, nachdem das axile Gefässbündel so ziemlich ausgebaut ist, gelangt die Endodermis zur Anlage. Sie entsteht, wie schon Russow[1]) zutreffend hervorhebt, aus der innersten Rindenlage.

---

1) Russow, a. a. O., p. 107.

[illegible]den wir uns jetzt wieder zu der inmitten des Wurzel-[illegible] befindlichen Zelle (*b* Fig. 1, Taf. XV). In Bezug auf [illegible]chsthum wäre zu unterscheiden, ob sich dasselbe in [illegible]tung der organischen Längsachse oder in einer hierzu [illegible]ten Ebene vollzieht. Ersteres, das Längenwachsthum, [illegible] sehr bald ein. In einem gewissen Stadium der Ver-[illegible]ng werden dann in der scheitelständigen Zelle oder richtiger [illegible]en Tochterzellen, denn die fragliche Zelle hatte sich soeben [illegible] eine Längswand halbirt (*ef* Fig. 1, Taf. XV), zwei Querwände eingefügt, und damit zwei kleine Zellen (*a* und *b* Fig. 2, Taf. XV) nach oben, zur [illegible]ng des für den axilen Strang bestimmten embryonalen Gewebes abgegeben.

Letztgenannte Abbildung [illegible]attet auch einen Einblick in das Wachsthum der scheitel[illegible]gen Zelle und ihrer Derivate in die Breite. In Bezug hier[illegible] wäre zu bemerken, dass diese Zelle (*abcd* Fig. 2, Taf. XV) [illegible]ich etwa nach Art eines zu öffnenden Fächers vergrössert. [illegible]ach der Wurzelhaube hin ist die Volumzunahme eine bedeutendere als an der entgegengesetzten, in die Ergänzung des embryon[illegible] Gewebes des axilen Stranges eingetretenen Hälfte. Das füh[illegible] zunächst zu einer Aenderung der Form. War die scheitelständige Zelle früher eine mehr kubische, so nähert sie sich jetzt — von ihrer inneren Ausgliederung wollen wir zunächst absehen — der pyramidalen. Es gewinnt die der Wurzelhaube zugekehrte Grundfläche der Pyramide zunehmend an Grösse.

In dem Maasse als dies geschieht wird das anatomische Gepräge dem einer mit Scheitelzellwachsthum versehenen Wurzel ähnlicher. Ein Längsschnitt, wie er in Fig. 8. Taf. XV [illegible] würde [illegible] von den Vertretern der Scheitelzelltheorie in diesem Sinne gedeutet. Allerdings wären die Betreffenden vor die Wahl gestellt, [illegible] eine einzige Scheitelzelle oder deren mehrere, etwa die vier Schwendener'schen annehmen wollen. Im letzteren Fall hätten die Zellen *ecf* und *fcd* Fig. 8. Taf. XV als die beiden auf dem medianen Längsschnitt sichtbaren derartigen Zellen zu gelten. Die Wände *op* und *oq* wären die zur Herstellung der Segmente *ecpo* und *oqde* führenden Theilungen. Der Gesammtverlauf der Wände würde die Annahme gestatten, dass wir hier einen typischen Fall vor

uns haben, in dem die eine pyramidale Scheitelzelle der Wurzel der Kryptogamen vertreten wird durch vier unter kreuzweiser Längstheilung dieser einen entstandenen Scheitelzellen.

Fast ebensowenig Schwierigkeit würde die Annahme einer einzigen Scheitelzelle machen. Als solche hätte dann die bei *opf* Fig. 8, Taf. XV befindliche Zelle zu gelten, während der von *opce* umschriebene Complex als nach links abgegebenes Segment anzusprechen wäre. Dass die betreffende Scheitelzelle nicht genau central liegt, fände seinen Ausgleich in der Beobachtung, dass in anderen Fällen (Fig. 6, Taf. XV) die centrale Lage einer derartigen Zelle — diese ist hier (bei *S*) durch Form und Grösse ausgezeichnet — augenscheinlich angestrebt wird.

Prüft man an Stelle einzelner Schnittserien deren viele, erhält man so einen tieferen Einblick in die Entwickelungsgeschichte, so kommt man zu dem Resultat, dass alle derartigen Erklärungen, obwohl sie von Einzelbildern bis zu gewissem Grade unterstützt werden, nicht zutreffend sind. Es wird von einer Persistenz einer oder mehrerer Scheitelzellen nicht gesprochen werden können. Die der Scheitelzelltheorie entsprechenden Theilungen müssen eine andere Deutung erfahren.

Dies zeigt sich schon in dem in Fig. 2, Taf. XV gegebenen Entwickelungsstadium, demjenigen, in welchem ein Dicken- und Längenwachsthum der den Scheitel der Wurzel einnehmenden Mutterzelle *a*—*d* eingeleitet wird. Diese in ihrer Gesammtheit spaltet nicht durch eine Wand ein seitliches Segment ab, wie dies die Wandung *op* Fig. 8, Taf. XV vermuthen liess, zwei diesbezügliche Theilungen combiniren sich vielmehr in der Art, dass von der einen Hälfte der scheitelständigen Zelle eine nach oben gegen das Gefässbündel hin liegende Zelle (*a* Fig. 2, Taf. XV) abgegeben wird, während die darunter befindliche grosse Zelle *aecf* sich durch eine antikline Wand halbirt. Es liegt schon jetzt nahe anzunehmen, dass durch Brechung und Verschiebung gelegentlich des Fächerwachsthums des Scheitelcomplexes die betreffenden Combinationswände eine Lage erhalten, welche im Gegensatz zu ihrer Entstehung auf die Abspaltung eines Segmentes durch eine Wand hindeutet. Diese Lage ist aber auf Grund des augenscheinlich jüngeren Entwickelungsstadiums (Fig. 2, Taf. XV) eine secundäre. Nicht die Wand

otp Fig. 8, Taf. XV wäre eine entwickelungsgeschichtlich einheitliche, sondern diejenige bei *ato*, womit sich *pt* als die jüngste Wand darstellt.

Fig. 3, Taf. XV bestätigt diese Auffassung. Die scheitelständige Zelle sammt ihren Derivaten (*a*—*d*) ist hier beträchtlich in die Länge gewachsen. Insoweit sich dieses Wachsthum auf die gegen das axile Gefässbündel hin liegenden Abkömmlinge bezieht, wäre zu bemerken, dass hier schon wiederholt Quertheilungen eingetreten sind (bei *A*). An entgegengesetzter Stelle, nach der Wurzelhaube zu, wurden, was wir bis jetzt noch nicht direct beobachten konnten, ebenfalls Zellen abgespaltet (unter *p* und *o*). Diese haben sich bereits peri- und antiklin weiter getheilt.

Mit dem zeitweiligen vorzugsweisen Längenwachsthum des scheitelständigen Complexes wird vor Allem für die Ergänzung des embryonalen Gewebes nach oben und unten gesorgt. Die seitliche geht Hand in Hand mit dem hier noch ausstehenden fächerartigen Wachsthum. Vorbereitungen hierzu sind nur insoweit getroffen, als die rechts und links der Mediane befindlichen Zellen sich durch zwei Längswände (bei *o* und *p*) halbiren, dieselben, die wir oben als Theilstücke der combinirten Wände, deren Entstehungsfolge hier nicht mehr zweifelhaft sein kann, bezeichnet haben.

Nicht immer werden diese Längswände als vorbereitende Theilungen für das Fächerwachsthum, wie wir es der Kürze halber nennen wollen, zu betrachten sein. Es kann auch umgekehrt ein solches den betreffenden Theilungen voraneilen. Einen derartigen Fall haben wir in Fig. 4, Taf. XV vor uns. In der scheitelständigen Mutterzelle (*a*—*d*), die bereits in die oben beschriebene Ergänzung des embryonalen Gewebes des axilen Stranges eingetreten ist, stehen die beiden Längstheilungen (*p* und *o* Fig. 3, Taf. XV) noch aus, obwohl das Fächerwachsthum schon bedeutende Fortschritte gemacht hat. Wir finden dementsprechend zwei recht grosse Zellen hier vor. Die eine zeigt Theilungen, welche für die Bildungsschicht der Wurzelhaube etc. bestimmt sind (bei *c* Fig. 4, Taf. XV), die andere zögert noch mit derartigen Theilungen, ein Beweis, dass sich diese nicht nach einer genau bestimmten Regel, sondern zeitlich bis zu gewissem Grade willkürlich vollziehen.

Auch in Bezug auf das Fächerwachsthum macht sich eine gewisse Willkür bemerkbar. In unserem Fall (Fig. 4, Taf. XV) zeigt die eine der scheitelständigen Zellen ein bedeutenderes derartiges Wachsthum und es ist diesem Umstand mit zuzuschreiben, das die früher genau mit der Mediane zusammenfallende Längswand (*A B*) des scheitelständigen Complexes seitlich verschoben wird.

Eine ähnliche Verschiebung wird in dem in Fig. 5, Taf. XV gegebenen Entwickelungsstadium eben eingeleitet. Dieses unterscheidet sich von dem zuletzt beschriebenen im Grossen und Ganzen dadurch, dass die zur Wurzelhaube gehörigen Abspaltungen noch ausstehen, ferner dass die in Fig. 4, Taf. XV fehlenden Längswände wenigstens zum Theil (bei *d t*) vertreten sind. Auch die letztere Wandung wurde in Folge des Fächerwachsthums seitlich verschoben.

Das in Fig. 7, Taf. XV gegebene Bild ist beim ersten Anblick nicht ganz leicht verständlich, es lässt sich indessen bei eingehenderer Prüfung aus den schon beschriebenen Zeichnungen erklären. Als die Wandung der scheitelständigen Mutterzelle kann die mit *a b c d* bezeichnete angenommen werden. Die eine Hälfte des hierdurch umschriebenen Complexes, diejenige rechts der Mediane *A B* verhielt sich normal. Längs- und Quertheilung scheinen sich entsprechend den Fig. 1—3, Taf. XV vollzogen zu haben. Man kann sich vorstellen, dass die hier langen und schmalen Zellen (*f* und *d* Fig. 2, Taf. XV) unter Fächerwachsthum die in Fig. 7, Taf. XV bei *o* und *p* gegebene Grösse erreichen. Schwieriger ist die Erklärung der Hälfte links der Mediane.

Hier muss man schon annehmen, dass von den Zellen *q* und *r* Fig. 2, Taf. XV diejenige bei *q* ein recht bedeutendes Fächerwachsthum ausführt, während die bei *r* im Wachsthum still steht, mehr passiv zur Seite geschoben wird und sich für's Erste darauf beschränkt eine perikline Wand einzuschieben. Ein sich gleichmässig vollziehendes Wachsthum wäre somit auch hier nicht zu finden.

Noch weniger deutet Fig. 6, Taf. XV auf ein solches hin. Während die Derivate rechts von der Mediane *A B* keinen Anlass zu besonderen Bemerkungen geben, ist dies bezüglich derjenigen links der Mediane der Fall. Die Zelle, welche sich unter

der bei *a* dem Centralstrang zugetheilten befindet — sie ist mit *
bezeichnet —, hat die Theilungen vorerst eingestellt. Sie erlangt
unter Fächerwachsthum eine sehr bedeutende Grösse und rück
unter starker Verschiebung der Medianwand mehr und mehr i
die Scheitelmitte.

Auch hier hat es den Anschein, als ob von den Derivaten
einer scheitelständigen Zelle (*S* Fig. 1, Taf. XV) sich eine Zelle
dadurch auszeichnet, dass sie die Theilungen zeitweilig sistirt,
sich vergrössert und in die Scheitelmitte rückt.

Um in Bezug hierauf klarer zu sehen, müssen wir auf die
Querschnittserien zurückgreifen. Die Schnitte 3—5 Taf. XVI
haben wir bereits betrachtet. Die kreuzweise getheilte Mutter-
zelle sammt Derivaten (*a*—*d*) besitzt hier, wie aus der Bei-
behaltung der Querschnittsform hervorgeht, noch gleichmässiges
Wachsthum in die Dicke. Lange hält ein solches indessen nicht
an. Schon Fig. 7, Taf. XVI zeigt, dass der scheitelständige
Complex *a*—*d* einseitig in der Richtung der Mediane *A B* zu
wachsen beginnt. Der früher quadratische Querschnitt wird mehr
und mehr zu einem rechteckigen.

Es scheint nun, dass diese Wachsthumsrichtung (Fig. 7 und 9,
Taf. XVI) nur kurze Zeit beibehalten, dann aber eine andere
eingeschlagen wird senkrecht zu der ersten Medianebene. Der mehr
einseitigen Zunahme des scheitelständigen embryonalen Gewebes
der Wurzel folgt dann ein Ausgleich durch Wachsthum in der
Richtung der zweiten Mediane (*C D* Fig. 10 und 11, Taf. XVI),
sei es unter Wiederherstellung der quadratischen Querschnitts-
form des vergrösserten scheitelständigen Complexes, sei es unter
Beibehaltung geringer Grössendifferenzen in beiden Wachsthums-
richtungen.

Man könnte sich nun vorstellen, dass das zeitweilig einseitige
Wachsthum in obigem Sinne unter gleicher Betheiligung der
Quadranten der scheitelständigen, in Kreuztheilung getretenen
Zelle (*a*—*d* Fig. 3, Taf. XVI) zu Stande kommt. Die Kreuz-
wände, wir wollen sie der Kürze halber die medianen nennen,
würden dann die einmal eingenommene Lage beibehalten. So
ziemlich sämmtliche der in den Fig. 7—11, Taf. XVI gegebenen
Querschnitte zeigen nun, dass dies nicht der Fall ist. Quadranten
der einen Längshälfte der Wurzel bleiben gewöhnlich mit Wachs-

thum und Theilung zurück, während solche der anderen sich um so mehr vergrössern und theilen. Hierbei ist sowohl eine gleichmässige Vergrösserung der zwei im Wachsthum bevorzugten Quadranten als auch eine ungleichmässige möglich.

Verschiebungen von medianen Wänden nach der im Wachsthum zurückgebliebenen Längshälfte der Wurzelspitze hin, gehen hiermit Hand in Hand. Die betreffenden Wände rücken, wie wir das ja auch an Längsschnitten gesehen haben, aus dem Scheitelpunkt, sie erlangen ihre frühere mediane Lage auch dann nicht wieder, wenn das oben erwähnte Wachsthum in der Richtung der zweiten Mediane eingeschlagen wird.

Im Grossen und Ganzen werden die Quadranten und ihre Derivate in dem Maasse, als sie an Grösse zunehmen, unter Kreuztheilung wieder in kleinere Formen zurückgeführt. Bezüglich der peri- und antiklinen Orientirung dieser Theilungswände wäre zu berücksichtigen, dass sie sich auf die paraboloidische Oberfläche des Wurzelkörpers ausschliesslich der Wurzelhaube bezieht. Querschnitte durch ihn können somit die Einzelzelle nicht genau quer treffen. Am meisten schräg getroffen werden die äusseren Zellen des Schnittes. Die Verzerrung nimmt ab und verbessert sich je mehr man sich centralen Theilen nähert. Da von den uns beschäftigenden Schnitten fast ausschliesslich die letzteren gezeichnet wurden, so wäre die sich aus obigem ergebende Fehlerquelle nicht gross. Immerhin ist sie aber vorhanden, was bezüglich der hier und da nicht scharf kreuzweisen Insertion mancher Wände beachtet werden muss.

Bemerkenswerth ist ferner, dass die durch die kreuzweise Fächerung der Abkömmlinge einer ehemals scheitelständigen Zelle entstehenden Zellen auffallend grösser sind als die Elemente des embryonalen Gewebes über, unter und seitlich dem centralen Complex. Ferner stehen von zu diesem gehörigen Derivaten die zur typischen Kreuztheilung führenden Schlusstheilungen hier und da noch aus.

Eine der hierhergehörigen Zellen, einerlei ob sie der Kreuzungsstelle der Medianwände oder der zeitweiligen Umgrenzungslinie des scheitelständigen Complexes anstösst (*S* Fig. 5—11, Taf. XVI), vergrössert sich nun, ohne sich zunächst auszufächern. Sie gehört meist zu einem der im Wachsthum bevorzugten

beiden Quadranten. Wir haben oben gesehen, dass diese ei
Fächerwachsthum oder, bezogen auf die Aussenfläche des Wurzel
körpers, ausschliesslich der Wurzelhaube periklines Wachsthun
ausführen. Ueberwiegt dieses in einer der Längshälften de
Wurzelspitze, so muss, soll die Umrissform des Organes erhalte
bleiben, die betreffende Medianwand verschoben werden. Die
geschieht nach derjenigen Hälfte hin, in der die äussere Wandun
des Wurzelkörpers im Flächenwachsthum zurückbleibt. Dami
wird die oben genannte Zelle mehr und mehr gegen den Scheitel
punkt rücken, und zwar schneller, wenn sie der Kreuzungsstell
der Medianwände, langsamer, wenn sie der Seitenwand des scheitel-
ständigen Complexes angrenzt. Die Verschiebung ist in einen
wie im anderen Falle gerade eine Folge des beschriebenen ein-
seitigen Wachsthums.

Durch dieses müssten nun genau genommen die Derivat
von zwei Quadranten gegen die Scheitelspitze des Organs ver-
schoben werden. Dies ist auch keineswegs ausgeschlossen. E
kann für gewisse Entwickelungsstadien zutreffen, dass hier di
betreffenden Abkömmlinge — eine grössere, die oben erwähnt
Zelle, und mehrere kleinere, die in Bezug auf die Ausfächerun
voraneilten, vorhanden sind. Einerseits wird aber ein derartige
Bild nicht von Dauer sein, andererseits braucht es nicht un-
bedingt in den Entwickelungsgang eingeschaltet zu werden. Be-
gründet ist das darin, dass, wie bereits ausgeführt wurde, den
Wachsthum in der Richtung der einen Mediane ein ähnliche
in der Richtung einer senkrecht zu dieser stehenden folgt, das
ferner in Bezug auf beide Richtungen Wachsthumsunregelmässig-
keiten nicht ausgeschlossen sind, durch die von benachbarten
Quadranten der eine sammt seinen Derivaten in räumlich be-
vorzugter Weise gefördert wird. Hieraus erklärt sich, dass vo
den verschobenen Zellen schliesslich eine — meist die oben er-
wähnte grössere — in den Scheitelpunkt rückt (Fig. 11, Taf. XV
bei *S*). Werden dann in ihr wiederum kreuzweise sich schneidend
Längswände — die neuen Medianwände — eingesetzt, so habe
wir das Entwickelungsstadium, von dem wir bei der Betrachtun
der Querschnittserien ausgegangen sind (Fig. 3 und 4, Taf. XVI).

Diese bestätigen somit die Ergebnisse unserer Untersuchunge
an Längsschnittserien. Hier wie dort zeigt sich, dass von de

Derivaten einer in Kreuztheilung getretenen grossen scheitelständigen Zelle eine die Theilung zeitweilig sistirende Einzelzelle nach und nach an den Scheitel befördert wird und sich hier ähnlich verhält, wie die früher an dieser Stelle befindliche. Die Vorgänge sind bis zu gewissem Grade dieselben, wie an dem Stammvegetationspunkt der Gymnospermen. Wie ich an anderer Stelle gezeigt habe[1]), theilt sich eine scheitelständige Epidermiszelle, die Schlusszelle des Scheitelgewölbes, wie sie dort genannt wurde, ebenfalls kreuzweise längs, es gelangt auch von den so entstehenden Zellen eine wieder in die Scheitelspitze und wiederholt die Kreuztheilung. Unterschiede sind nur insofern vorhanden, als die zeitweilig scheitelständige Zelle von Angiopteris weitaus grösser ist als die betreffende Epidermiszelle des Vegetationspunktes der Gymnospermen, dass sie ferner weit tiefer in das Gewebe des Wurzelkörpers eingreift und demgemäss nicht nur für die Ergänzung der Epidermis, sondern auch für diejenige innerer Gewebe in Betracht kommt.

Derartige Unterschiede verlieren nun deshalb an Bedeutung, weil Uebergänge vorhanden sind. Der epidermidale Abschluss der Stammvegetationspunkte der Gymnospermen ist bekanntlich kein vollkommener. Einzelne Epidermiszellen greifen auch bis in die subepidermidale Lage ein. Trifft es sich nun, dass eine derartige Einzelzelle gerade die scheitelständige ist, so haben wir, wenn auch in kleinerem Maassstab, die für Angiopteris beschriebenen Vorgänge.

Wenn hier Stamm- und Wurzelvegetationspunkte verglichen werden, so ist dabei natürlich die Wurzelhaube als besondere, functionell zu dem Bodenwachsthum in Beziehung stehende Bildung ausser Acht gelassen. Nur der hiervon unabhängige eigentliche Wurzelkörper wurde berücksichtigt. Embryonales Gewebe, aus dem die beiderseitigen Vegetationspunkte bestehen, zeigt, wie ich an anderer Stelle ausgeführt habe[1]), schon früh Neigung, sich nach aussen durch eine Hautschicht abzuschliessen. Dies kommt dadurch zum Ausdruck, dass die äusseren Elemente nur Flächenwachsthum zeigen und dementsprechend nur durch

---

1) Pringsheim's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik, Bd. XXII, 1891, p. 516.

2) Ebendaselbst, Bd. XXV, 1893, p. 402 ff.

radiale Wände wieder in die dem embryonalen Gewebe typischen kleinen Formen zurückgeführt werden.

Für die Wurzelspitze, insoweit sie durch die Wurzelhaube gedeckt und geschützt ist, wäre im Grunde genommen ein derartiger epidermaler Abschluss überflüssig. Damit ist nun nicht gesagt, dass er auch überall verloren gegangen sein muss, denn auch an sich überflüssige Einrichtungen können noch längere Zeit, sei es mit, sei es ohne Neigung zur Reduction beibehalten werden.

Betrachten wir unter diesen Gesichtspunkten beispielsweise die Wurzeln der höheren Gewächse, so lassen sich im Grossen und Ganzen drei Typen unterscheiden.

Bei dem ersten ist der genannte epidermale Abschluss, obwohl überflüssig, doch noch vollständig erhalten. Der Wurzelkörper wird, wie das für Monokotyledonen zutrifft, allseitig von der jungen Epidermis gedeckt. Die Wurzelhaube besitzt demgemäss eine eigene Bildungsschicht, das Calyptrogen.

Bei dem zweiten Typus — die Mehrzahl der dicotylen Gewächse gehört hierher — ist ein epidermaler Abschluss nur noch nach dem Wurzelkörper hin vorhanden. Nach aussen, gegen die Wurzelhaube, ging er verloren. Diese und die Epidermis haben somit eine gemeinsame Bildungsschicht.

Der dritte Typus (Leguminosen etc.) endlich zeichnet sich dadurch aus, dass hier der Rückschritt ein vollkommener ist. Entsprechend der Entbehrlichkeit des epidermalen Abschlusses verschwand dieser vollständig. Wurzelhaube, Epidermis und Innengewebe der Wurzel entstehen aus einem gemeinschaftlichen Bildungsgewebe, dem embryonalen des Vegetationspunktes.

Eine derartige Eintheilung macht die Hanstein'schen Histogene entbehrlich, für die auf Grund früherer Untersuchungen an Stammvegetationspunkten[1]) der thatsächliche anatomische Befund keineswegs spricht. Für die Wurzel dürfte, insoweit ich mich bis jetzt hiervon zu überzeugen Gelegenheit hatte, ähnliches gelten. Sämmtliche entstehende Gewebe würden demnach aus einem einheitlichen Gewebe, dem embryonalen hervorgehen.

---

1) L. Koch, Die vegetative Verzweigung etc. Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, 1893, Bd. XXV, p. 400.

Dies trifft jedenfalls zu für die Wurzel von Angiopteris, die sich — wir können hier von den durch den scheitelständigen Zellcomplex bedingten in Bezug hierauf principiell unwichtigen Abweichungen absehen — dem dritten Typus anschliessen würde. Die Epidermis (*E* Fig. 1, Taf. XV) greift nur auf eine kurze Strecke unter die Wurzelhaube, meist nur insoweit, als diese sich schon von dem Wurzelkörper loszulösen beginnt. Vervollständigt man die in der Epidermis gegebene Umrisskurve nach dem Wurzelscheitel hin, so zeigt sich, dass die Bildungsschicht für die Epidermis auch diejenige der Wurzelhaube und der äussersten Rindenlage ist (über *g h* Fig. 1, Taf. XV). Ergänzt wird das hier befindliche embryonale Gewebe durch Theilungen der scheitelständigen Zellgruppe (bei *S*), die, insoweit sie deren Innenzelle (*S* Fig. 1, Taf. XVI) betreffen, grosse Aehnlichkeit mit den Theilungen haben, welche eine typische Scheitelzelle zur Herstellung der Wurzelhaube vornimmt.

Mit dem Fächerwachsthum der Zellen des Scheitelcomplexes, das ja von einem ausgiebigen Flächenwachsthum gerade seiner Aussenwände begleitet ist, derselben, welche an die Bildungsschicht für Wurzelhaube etc. anstossen, werden auch die Zellen dieser Schicht und in zweiter Linie die aus ihnen zunächst hervorgehenden der Haube selbst in tangentialer Richtung gedehnt. Das betreffende embryonale Gewebe hat nicht mehr die typisch kubische, sondern eine entsprechend gestreckte Zellform. Eine solche geht indessen in dem Maasse verloren, als sich die Abkömmlinge vom Scheitelpunkt entfernen. Die nach Aussen rückenden sich vergrössernden Zellen werden verschoben, und damit verwischen sich die genetischen Beziehungen zu ihren Mutterzellen mehr und mehr.

Mit der Ergänzung der eben besprochenen Bildungsschicht geht auch eine seitlich vom scheitelständigen Zellcomplex Hand in Hand. Dessen zeitweilig den Scheitel einnehmende Innenzelle giebt in gegenüber der typischen Scheitelzelle allerdings modificirter Form (vergl. Fig. 1—8, Taf. XV) Zellen nach links und rechts ab. Die so entstehenden Segmente fächern sich zunächst nur unvollständig anti- und periklin aus. Später aber — das betrifft die anschliessenden nächst älteren Segmente — geschieht dies vollständig und zwar besonders ausgiebig in perikliner Rich-

tung. Das hier befindliche embryonale Gewebe ist der Ausgangspunkt für die mächtige Innenrinde, es beginnt dementsprechend, wie schon erwähnt wurde, in die Dicke zu wachsen.

Inzwischen erfolgt aber auch unter Längenwachsthum der zur Zeit scheitelständigen Zellen eine Abgabe von Zellen gegen das centrale Gefässbündel hin. Die hier in Betracht kommenden Theilungen (*a* und *b*, Fig. 4, Taf. XV) können im Verein mit den seitlichen und, wie eben beschrieben wurde, für die Innenrinde bedeutsamen als den zur Abspaltung seitlicher Segmente entsprechenden einer typischen Scheitelzelle aufgefasst werden. Was hier durch je eine Wand erreicht wird, dazu bedarf es dort je zweier Wände. Diese können sich indessen, wie wir bereits sahen, so verschieben, dass man eine einheitlich angelegte, wie in der typischen Scheitelzelle orientirte Wand vor sich zu haben glaubt (*po* Fig. 8, Taf. XV).

Es ist somit nicht auffallend, dass zwischen dem für die Innenrinde in Betracht kommenden embryonalen Gewebe und dem für das centrale Gefässbündel bestimmten keine scharfe Grenze vorhanden ist (vergl. Fig. 13 u. 14, Taf. XVI). Nur annähernd lässt sich eine solche feststellen, wenn man den schon ausgebildeteren Gefässbündelstrang nach dem Wurzelscheitel hin verfolgt. Man sieht dann, dass jener in eine über dem scheitelständigen Complex befindliche dünne Platte embryonalen Gewebes ausläuft, die als Initiallage ihn fortgesetzt ergänzt, während sie selbst eine ähnliche Ergänzung durch die erwähnten Theilungen des Complexes erfährt.

Die im Entstehen begriffenen Gefässe (*i* Fig. 1, Taf. XV u. XVI) können als Index für das Längenwachsthum des Bündels selbst und in zweiter Linie für dasjenige des deckenden für die Rinde bestimmten embryonalen Gewebes benützt werden. Es sind dies, insoweit sie der Initialplatte anstossen, breite, im Längen- und Querdurchmesser nicht wesentlich differirende Zellen (*i* Fig. 1, Taf. XV u. XVI). Die anschliessend höheren zeichnen sich schon durch die doppelte Länge aus, und es kann vorkommen, dass unter Quertheilung die Zellenzahl verdoppelt wird. An noch höherer Stelle hört eine derartige Vermehrung auf. Wir finden dann zunächst successiv verlängerte Gefässelemente.

Da von einem Spitzenwachsthum oder von gleitendem Wachsthum hier nicht die Rede sein kann, so deutet dies darauf hin, dass das entstehende Gefässbündel dementsprechend in die Länge wächst. An einer Querzone der Wurzel, die beispielsweise derjenigen anstösst, an der Fig. 1, Taf. XV abgebrochen wurde (über *P—P*) ist das Längenwachsthum recht bedeutend. Die noch durch die Zeichnung ausgedrückte Querzone (direct unter *P—P* Fig. 1, Taf. XV) zeigt, wenn auch in minderem Maasse, ebenfalls Längenwachsthum. Die die Gefässe begleitenden Zellen des Centralstranges haben gleichfalls, und zwar unter Verzögerung der Quertheilung, eine Längsstreckung erfahren. Sie werden nach und nach schmal und lang und unterscheiden sich hierdurch von dem umgebenden embryonalen Gewebe, welches das Längenwachsthum des Centralstranges unter Einschieben antikliner Wände zwar mitmacht, bei dem indessen im Hinblick auf die zu erzeugende quantitativ mächtige Rinde das Dickenwachsthum oder, genauer genommen, das antikline noch überwiegt.

In Folge dessen beginnt sich hier schon eine Abgrenzung gegenüber dem entstehenden Gefässbündel bemerkbar zu machen. Sie wird kenntlich durch die Längsstreckung und die damit Hand in Hand gehende Individualisirung der zu letzterem gehörigen Elemente und andererseits durch das Verhalten des umhüllenden, noch typisch embryonalen Gewebes, das bei dem erst zu schaffenden bedeutenden Zellmaterial noch nicht in die zur Herstellung des Rindengewebes führenden Individualisirungsvorgänge eintreten konnte.

Die nächste Querzone der Wurzelspitze enthält dann die Initialplatte des Gefässbündels, in der das Längenwachsthum am schwächsten ist, und das hiervon nicht abgegrenzte äussere embryonale Gewebe, in welchem mit dem für die Rinde in Betracht kommenden Dickenwachsthum oder genauer einem antiklinen begonnen wird. Dieses ist das hier so ziemlich ausschliessliche. Da die dementsprechend einzuschiebenden periklinen Wände oft schon eingefügt werden, bevor die diesbezügliche Volumvergrösserung der zugehörigen Zellen genügend vorgeschritten ist — ein Vorgang, den wir oft bei embryonalem Gewebe finden, das sich für ein ausgiebiges einseitiges Wachsthum vorbereitet —, so werden häufig die betreffenden Zellen denen etwa des entstehenden

Procambiums der Stammvegetationspunkte ähnlich. Schmale und lange Formen sind zeitweilig hier anzutreffen, die dann mit dem Eintreten in das so vorbereitete Wachsthum wieder mehr und mehr den typisch kubischen Platz machen.

Letztere Form finden wir so ziemlich ausschliesslich in dem embryonalen Gewebe, aus welchem Aussenrinde, Epidermis und Wurzelhaube hervorgeht. Nur die unter dem scheitelständigen Complex liegenden Zellen machen, wie schon beschrieben wurde, eine Ausnahme.

Eine gegenseitige Abgrenzung des für die Innen- und des für die Aussenrinde bestimmten embryonalen Gewebes ist nicht vorhanden und ebensowenig eine solche des späteren definitiven Gewebes. Dieses muss als ein einheitliches aufgefasst werden. Die obigen Bezeichnungen sind nur zur bequemeren Orientirung über die diesbezügliche Wachsthumsvertheilung in dem embryonalen Gewebe der Scheitelspitze gebraucht worden.

Auch für das Letztere insgesammt gilt Aehnliches. Es ist ein einheitliches und zusammenhängendes. Sämmtliche definitiven Gewebe gehen aus ihm hervor. Dieser einheitliche Charakter würde noch schärfer hervortreten, veranlasste nicht der scheitelständige, sich durch die Grösse der Einzelformen so erheblich auszeichnende Zellcomplex bis zu gewissem Grade eine Störung des Zusammenhangs.

Damit stehen wir vor der Frage über die Bedeutung der Zellen des Complexes.

Dass wir es hier nicht mit einer typischen tetraëdrischen Scheitelzelle sammt ihren Segmenten zu thun haben, geht aus dem Gesagten bereits zur Genüge hervor. Auch eine der Holle'schen[1]) Auffassung entsprechende vierseitige Scheitelzelle ist nicht vorhanden, obgleich solche Längsschnitte, welche die in erstmalige Längstheilung getretene scheitelständige Zelle so treffen, dass die genannte Wand in die Ebene des Objectträgers fällt, in diesem Sinne gedeutet werden können.

Grössere Wahrscheinlichkeit hat die Schwendener'sche Erklärung, nach der vier um die Längsachse des Organs gruppirte

---

1) Hier wie für die Folge vergleiche man die im Eingang dieses Aufsatzes citirte Literatur.

Scheitelzellen den Wurzelscheitel einnehmen. Ihr entsprechen alle diejenigen Bilder, bei denen die scheitelständige Zelle soeben die kreuzweise sich schneidenden Längswände eingeschoben hat. Andererseits zeigen aber auch die oben eingehend beschriebenen Verschiebungen der so entstehenden Zellen und ihrer Abkömmlinge, dass von einer Persistenz der vier Scheitelzellen nicht die Rede sein kann. Damit verlieren sie auch die Bedeutung von solchen, denn von echten Scheitelzellen muss man verlangen, dass sie wenigstens für gewisse längere Zeitabschnitte ihre Lage beibehalten und nicht durch andere mehr oder minder nahe verwandte ersetzt werden.

Dass ein derartiger Ersatz nicht etwa nur zu Beginn einer neuen Vegetationsperiode stattfindet, wo er sich damit erklären liesse, dass jetzt unter Kreuztheilung einer zur Zeit scheitelständigen Zelle erst die für das laufende Jahr functionirenden vier Scheitelzellen geschaffen werden sollen, ergiebt sich schon aus der grossen Zahl der die Verschiebung zeigenden Schnitte. Zudem stehen mit ihnen diejenigen Präparate in Uebereinstimmung, welche von längeren, augenscheinlich schon einige Zeit wachsenden Wurzeln erhalten wurden.

Die unregelmässige Theilungsfolge der vermeintlichen Scheitelzellen und die oft geringen Grössenunterschiede zwischen ihnen und den Segmenten endlich sprechen ebenfalls nicht für die Scheitelzellnatur.

Somit bleibt nur die Sachs'sche Auffassung, diejenige, nach der wir es hier mit einer Lücke in dem Constructionssystem zu thun haben, übrig. Alle unsere Beobachtungen an dem scheitelständigen Complex, ja selbst die successiven Verschiebungen, sind mit dieser Auffassung in Uebereinstimmung zu bringen. Denken wir uns die mit Theilungen rückständigen grossen Zellen des Complexes entsprechend dem umgebenden Gewebe peri- und antiklin ausgefächert, so ist das gesammte embryonale Gewebe des Scheitels der Wurzel ein in obigem Sinne vollständig einheitliches und zusammenhängendes. Es entspräche dann demjenigen der Vegetationspunkte der höheren Gewächse und unter diesem dem oben beschriebenen dritten Typus der Wurzeln.

Wir stehen jetzt vor der im Eingang angedeuteten Frage, ob sich an Angiopteris der Uebergang von der typischen Scheitel-

zelle zu einem Zellcomplex, ähnlich demjenigen der Vegetatior punkte der Phanerogamen, durch directe Wahrnehmung ve folgen lässt.

In Bezug auf diesen Punkt ist es von vornherein wen wahrscheinlich, dass die betreffenden Pflanzen einerseits no mit einer typischen Scheitelzelle, etwa nach Art derjenigen d Farnwurzel wachsen, an derselben oder anderen Wurzeln da aber Uebergänge dieses Wachsthums in dasjenige der höhere Gewächse zeigen, oder andererseits letzteres auch in berei typischer Form wahrnehmen lassen. Es lässt sich im Gegenthe hier erwarten, dass ersteres und letzteres Wachsthum in ausg sprochener Form fehlen, dagegen ein Uebergangstypus fixi sein wird. Verfolgt man diesen und seine Modificationen nac der einen wie der andern Entwickelungsrichtung, so führt di zu Schlüssen, die, wie wir noch sehen werden, an Stelle de directen Beobachtung des Uebergangs der typischen Scheitelzel in das vielzellige Wachsthum treten können, falls, wie ja nac dem Gesagten zu erwarten ist, eine derartige Beobachtung nicl möglich sein sollte.

Es unterliegt nun keinem Zweifel, dass gewisse Entwicke lungsstadien des Wurzelscheitels von Angiopteris in hohem Maass eine Annäherung an das Scheitelzellwachsthum zeigen. Betrachte wir beispielsweise das in Fig. 5 u. 8, Taf. XV gegebene Bild, s ist der erste Eindruck der, dass man es in der mit *abcd* be zeichneten Zelle mit einer, wenn auch modificirten Scheitelzell zu thun hat. Der typischen Scheitelzelle entspricht Form, Lag und Grösse der betreffenden Zelle. Deren Theilungen vollziehe sich auch so, dass nach Aussen Zellen für die Wurzelhaube seitlich solche für das Innengewebe abgegeben werden. In Be zug hierauf sind Abweichungen vom Scheitelzelltypus im Grosse und Ganzen darauf zurückzuführen, dass in die durch Gröss ausgezeichnete scheitelständige Zelle zwei rechtwinkelig sic schneidende Längswände eingefügt sind, von denen auf der Längsschnitt natürlich nur eine (*ef* Fig. 5 u. 8, Taf. XV) sicht bar sein kann. Die zur Herstellung der Segmente führende Theilungen setzen somit an diese Längswände an, und sie sind insoweit sie für das innere Gewebe in Betracht kommen, auc nicht einfache Schältheilungen, sondern, wie die Entwickelungs

geschichte zeigt, combinirte aus nach dem Gefässbündel hin und scharf seitlich abgegebenen Wänden bestehende. Durch Verschiebung kann allerdings ein Bild entstehen, welches — man vergl. die Wände *op* und *oq* Fig. 8, Taf. XV — für die normale Segmentirung spricht.

Hierin sowohl wie in der fehlenden Regelmässigkeit der Theilungsfolge liegt schon eine Annäherung an den höheren Entwickelungstypus. Bezüglich des niederen aber darf nicht übersehen werden, dass das Endresultat, die Herstellung seitlicher Segmente überhaupt, eine Eigenthümlichkeit des Scheitelzellwachsthums ist.

Die Abweichungen von einem solchen sind an und für sich noch keine sehr bedeutenden. Man kann dementsprechend in der grossen scheitelständigen Zelle *a—d* Fig. 5 u. 8, Taf. XV eine Scheitelzelle sehen, die, indem sie kreuzweise sich schneidende Längswände eingesetzt hat, das typische Scheitelzellwachsthum verliess. Mit anderen Worten: die in einer typischen Scheitelzelle gegebene Lücke des Constructionssystems beginnt ausgefüllt zu werden. Dies geschieht am zweckmässigsten durch das Einfügen von Medianwänden, wie wir sie oben genannt haben.

Die oben beschriebene Segmentirung schreitet, wie wir bereits gesehen haben, keineswegs unter Beibehaltung des in den Fig. 5 u. 8, Taf. XV gegebenen Bildes des scheitelständigen Complexes weiter fort. Dieses ist, wie die verschiedenen Längsschnitte ergeben, ein vorübergehendes, es macht einem anderen Platz, indem eine Tochterzelle des Complexes, oft eine solche, welche dessen zeitweiliger Aussenwand anliegt, also nach der Scheitelzelltheorie einem der Segmente angehört, unter Vergrösserung nach und nach in den Scheitelpunkt rückt (*S* Fig. 4 u. 6, Taf. XV). Während dieser Verschiebung sind Theilungen, welche zur Abspaltung von Segmenten führen, nicht ausgeschlossen. Im Grossen und Ganzen aber verzögert sich die Fächerung, bis die scheitelständige Lage erreicht ist (*S* Fig. 1, Taf. XVI), so dass die hier befindliche Zelle immerhin sich durch Grösse auszeichnet. Jetzt werden die Medianwände eingesetzt (bei *S* Fig. 1, Taf. XV), dieselben, welche oben als die zweckentsprechendsten zur Ausfüllung der in der Scheitelzelle gegebenen Lücke des Constructions-

systems bezeichnet wurden. Unter Fächerwachsthum wird dann auch der äusseren Form nach die betreffende Mutterzelle einer Scheitelzelle ähnlich, wir gelangen zu Entwickelungsstadien, von denen wir bei unserer Betrachtung ausgegangen sind (Fig. 5 u. 8, Taf. XV).

Die zuletzt beschriebene Hälfte des Entwickelungsganges ist die ausgesprochen nach dem höheren Entwickelungstypus hin modificirte. Bei den Gymnospermen verschieben sich die Derivate einer in Kreuztheilung getretenen terminalen Epidermiszelle und oft auch diejenigen anschliessend inneren Zellen auf ähnliche Weise. Greift, wie dies vorkommen kann, die terminale Zelle in die nächst tiefere Zellschicht ein, so ist die Aehnlichkeit eine noch grössere. Die Lücke im Constructionssystem, die bei Angiopteris zurückzutreten beginnt, immerhin aber noch sehr deutlich sichtbar ist, muss bei den Gymnospermen mit tiefer eingreifender Epidermiszelle als im Verschwinden begriffen bezeichnet werden. Ein völliges Verschwinden hat in denjenigen Fällen stattgefunden, in denen die terminale Zelle den Charakter einer Epidermiszelle besitzt.

Wurzeln, welche wenigstens für kurze Zeit mit einer typischen Scheitelzelle wachsen, waren bei Angiopteris nicht aufzufinden, und es ist dies ja auch nach dem oben Gesagten sehr erklärlich. In Bezug auf die Umwandlung einer derartigen Zelle in den mehrzelligen Scheitel müssen wir uns somit damit begnügen, dass es gelungen ist, den Uebergang einer terminalen Zelle, die zeitweilig nicht nur in Form, Grösse und Lage, sondern auch hinsichtlich des Endresultates der Segmentirung einer Scheitelzelle ähnelt, durch directe Wahrnehmung zu beobachten. Dieser Uebergang wird eingeleitet durch die direct verfolgbare Anlage der Medianwände. Dieselbe fällt allerdings gewöhnlich in den Entwickelungsabschnitt, in welchem die der Scheitelzelle entsprechende Zelle die Scheitelzellform am wenigsten scharf hervortreten lässt. Hierfür sind die Gründe in der zeitweiligen Anlehnung an den höheren Entwickelungstypus gegeben.

Können wir das Wachsthum der Wurzelspitze von Angiopteris als ein im Uebergang zu dem Wachsthum der höheren Gewächse begriffenes bezeichnen, so wäre es interessant, einmal eingehender zu prüfen, ob Pflanzen, die entsprechend ihrer

systematischen Stellung einem derartigen Uebergang ferner stehen, thatsächlich immer streng an dem typischen Scheitelzellwachsthum festhalten, oder ob sie nicht hier und da Unregelmässigkeiten zeigen, die sich den in der vorliegenden Arbeit genauer studirten bis zu gewissem Grade nähern. Künftige von derartigen Gesichtspunkten ausgehende Untersuchungen dürften vielleicht gerade deshalb nicht ohne Aussicht auf Erfolg sein, weil man sich seither daran gewöhnt hat, die Scheitelzelle als eine mit ganz aussergewöhnlichen Eigenschaften ausgestattete Zelle anzusehen und nur allzusehr geneigt war, deren in gewissen Einzelfällen genau studirte Merkmale als ausser Frage stehende typische jeder anderen Untersuchung zu Grunde zu legen. Nur zu leicht kann damit die eine oder andere scheinbar unwesentliche Abweichung übersehen werden. Dies ist um so eher möglich, als es keineswegs genügt, einige Wurzelspitzen aufzuhellen und mit der einen oder anderen Querschnittansicht der Spitze zu vergleichen. Nur das eingehende Studium einer grossen Zahl Längs- und Querschnittserien, entnommen von Wurzeln, welche sich in verschiedenen Entwickelungsstadien befinden, könnte hier Erfolg versprechen.

Dass der scheitelständige Zellcomplex von Angiopteris nicht mit für das Wurzelwachsthum aussergewöhnlich wichtigen Eigenschaften ausgestattet ist, dass er vielmehr nur als Lücke in dem Constructionssystem angesehen werden darf, wurde bereits ausgeführt. Die Bedeutung für das Wurzelwachsthum liegt darin, dass das hier unvollkommen ausgefächerte embryonale Gewebe sich nicht etwa im Wachsthumsstillstand befindet, sondern sich an den Wachsthumsvorgängen ebenfalls, wenn auch in gegenüber dem an höherer Stelle befindlichen typischen embryonalen Gewebe quantitativ geringerem Maasse betheiligt.

Unbedingt nothwendig wäre nun selbst eine derartige Betheiligung nicht. Wir können uns beispielsweise recht wohl vorstellen, dass die über dem scheitelständigen Zellcomplex befindliche Platte embryonalen Gewebes — die Initialplatte für das centrale Gefässbündel, wie wir sie genannt haben — dessen Weiterentwickelung auch ohne Ergänzung seitens des Complexes übernimmt, während das umgebende embryonale Gewebe desselben Niveaus und ebenso das seitlich vom Complex liegende, vorzugsweise unter

Dickenwachsthum oder genauer genommen antiklinem Wachsthum das für das innere Rindengewebe nothwendige Zellmaterial liefert. Auch das direct unter dem scheitelständigen Zellcomplex vorhandene embryonale Gewebe könnte selbstständig die Regeneration der Aussenrinde, der Epidermis und der Wurzelhaube übernehmen.

Der Scheitelcomplex würde dann durch das Wachsthum der Initialplatte des Gefässbündels in der Richtung der Längsachse des Organs vorgeschoben werden müssen, er hätte zudem dem vorzugsweise antiklinen Wachsthum des seitlichen embryonalen Gewebes bis zu gewissem Grade passiv zu folgen, was ebenfalls nicht ohne Verschiebung einzelner seiner Elemente, vor Allem der peripherischen, abgeht.

Derartige Betrachtungen sind nun keineswegs rein theoretische. Seither wurde nur das Wachsthum der verhältnissmässig dünnen Bodenwurzeln — solcher bis etwa 1 mm Dicke — untersucht. Stärkere derartige Wurzeln zeigen nun, dass die Zellen des scheitelständigen Complexes ein auffallend wasserreiches Protoplasma besitzen und Kerne von weitaus schwächerer Tinctionsfähigkeit. Auch die Stellung der Wände neigt bereits bei Wurzeln von 1,5 mm durchschnittlicher Dicke zu Unregelmässigkeiten. Abweichungen von dem peri- und antiklinen Verlauf machen sich in auffälliger Weise bemerkbar.

Bei noch dickeren Wurzeln werden die nunmehr vollständig wasserhellen, scheitelständigen Zellen, deren Kerne jetzt ganz substanzarm zu sein pflegen, augenscheinlich ganz willkürlich verschoben. Man erhält Bilder, deren Deutung schwierig, wenn nicht gar unmöglich sein würde, ohne die Kenntniss der Wachsthumsvorgänge der dünneren Wurzeln. Holle, dem das Verhalten der betreffenden Zellen bereits auffiel, findet sich mit diesen Schwierigkeiten damit ab, dass er annimmt, der Theilungsmodus sei jetzt ein complicirter, die Segmente würden selbstständiger.

Dass diese Erklärung eine ungenügende ist, liegt auf der Hand. Es handelt sich nicht um eine grössere Selbstständigkeit der Segmente oder die Unregelmässigkeiten der vermeintlichen Scheitelzelle, sondern um ein Zurücktreten der Wachsthumsthätigkeit des scheitelständigen Complexes zu Gunsten des umgebenden embryonalen Gewebes, also um denjenigen Fall,

den wir oben rein theoretisch erörtert haben. Die willkürlichen Verschiebungen sind vor Allem dadurch bedingt, dass die ihre Theilungen mehr und mehr einstellenden Zellen des Complexes bis zu gewissem Grade passiv dem Wachsthum besonders des seitlichen Gewebes folgen müssen. Auf sie, deren Widerstandsfähigkeit mit dem Zurücktreten ihres Plasmagehaltes mehr und mehr abnimmt, überträgt sich jede Wachsthumsunregelmässigkeit des umgebenden protoplasmareichen, sehr energisch wachsenden und sich theilenden embryonalen Gewebes.

Derartig dicke Bodenwurzeln scheinen nun keineswegs solche zu sein, welche ihr Längenwachsthum abgeschlossen haben oder im Begriffe sind dies zu thun. Es macht im Gegentheil den Eindruck, als seien sie noch zu einem recht bedeutenden derartigen Wachsthum befähigt.

Genauer lässt sich dies bei den oberirdisch entspringenden dicken Stützwurzeln verfolgen. Es wurden von diesen die eben hervorbrechenden untersucht, die somit noch ein ziemlich bedeutendes Längenwachsthum vor sich hatten. Der scheitelständige Zellcomplex zeigt nun hier in noch höherem Maasse die oben beschriebenen Eigenthümlichkeiten der dicken Bodenwurzeln.

In Fig. 2, Taf. XVI ist der mediane Längsschnitt durch die Spitze einer etwa 5 cm langen Luftwurzel gezeichnet. In Bezug auf das axile Gefässbündel (*G*), das auch hier tief in die Wurzelspitze eingreift, ergeben sich keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den Bodenwurzeln. Hinsichtlich des umhüllenden, besonders für die Innenrinde bestimmten embryonalen Gewebes (*P*) ist dies insofern der Fall, als entsprechend deren Mächtigkeit das Wachsthum, besonders in antikliner Richtung, ein aussergewöhnlich bedeutendes ist. Nahe dem Wurzelscheitel finden zudem die Vorbereitungen für ein noch ausgiebigeres derartiges Wachsthum statt. Die periklinen Wände werden im Hinblick auf die künftige noch bedeutendere antikline Volumvergrösserung sehr dicht nebeneinander eingefügt, wie das bei embryonalem Gewebe, das ein ausgiebiges einseitiges Wachsthum vorbereitet, der Fall zu sein pflegt. Da Aehnliches auch in dem die Aussenrinde, die Epidermis und die Wurzelhaube regenerirenden embryonalen Gewebe geschieht, so zeigt sich in dem gesammten Bildungs-

gewebe ein Zusammendrängen der periklinen Wände, die den
gemäss weitaus weniger leicht sich zu diesbezüglichen Kurv
zusammenstellen lassen als die antiklinen. Letztere erfahren i
Grossen und Ganzen nur eine Dehnung in der bereits eing
schlagenen oder vorbereiteten Wachsthumsrichtung. Durch d
Hervortreten des durch sie gekennzeichneten Kurvensystems un
das Zurücktreten des dasselbe senkrecht schneidenden, des per
klinen, gewinnt es den Anschein, als habe man in Bezug auf d
das entstehende centrale Gefässbündel umgebende Gewebe ein
dem Kurvenverlauf nach verkehrt orientirte Wurzelspitze vor sich

Die Hauptaufmerksamkeit richtet sich auf den scheite
ständigen Zellcomplex (*a—d* Fig. 2, Taf. XVI). Dieser ist ei
quantitativ ausgedehnterer, es sind seine Zellen auch grösser a
diejenigen des entsprechenden Complexes der Bodenwurzeln. I
Bezug auf diese Verhältnisse ist zu berücksichtigen, dass die i
Verlaufe unserer Betrachtungen citirten Zeichnungen bei bedeuten
stärkerer Vergrösserung entworfen sind als Fig. 2, Taf. XV

Die Zellen des Scheitelcomplexes erscheinen wiederum zien
lich wasserhell. Ihre Kerne haben geringe Tinctionsfähigkei
Eine Gesetzmässigkeit der Theilungsfolge oder auch nur ein
Annäherung an diejenige einer Scheitelzelle und ihrer Segment
fehlt ebenso, wie eine dieser Scheitelzelle entsprechende Zell
Letztere ist, wie bereits Holle zutreffend bemerkt, nicht meh
nachzuweisen. Hier und da finden zwar noch vereinzelte The
lungen statt, welche in Beziehung zur Initialplatte des Gefäs
bündels oder zu der Bildungsschicht der Wurzelhaube gebrach
werden können, wie denn auch Einzeltheilungen, besonders de
peripherischen an das seitliche embryonale Gewebe stossende
Zellen, zuweilen beobachtet werden. Derartige Theilungen en
behren aber in Bezug auf die Regeneration der genannten Bi
dungsgewebe augenscheinlich einer irgendwie besonderen Bede
tung. Obwohl sie ursprünglich peri- oder antiklin einsetzen, e
fährt ein derartiger Wandverlauf bald Verschiebungen, die sic
unschwer auf das active Wachsthum des genannten energisc
vorgehenden umgebenden Gewebes zurückführen lassen. Ein seh
willkürlich angeordnetes Zellconglomerat ist dann vorhanden, d
oft noch viel unregelmässigere Anordnung zeigt, als dies Fig.
Taf. XVI ausdrückt.

Derartige Bilder erklären, wie Russow zur Annahme so zahlreicher Scheitelzellen in der Marattiaceenwurzel gelangte. Dass die centralen Zellen das Gefässbündel und die Wurzelhaube, die peripherischen aber die Rinde und die Epidermis fortbilden sollen, trifft für die dicken Wurzeln nicht zu, obgleich die oben beschriebenen, vereinzelt auftretenden derartigen Theilungen diese Auffassung scheinbar unterstützen, dieselben, welche, wie wir sahen, für die Regeneration der genannten Gewebe keine irgendwie besondere Bedeutung besitzen.

Kann man den scheitelständigen Zellcomplex der dünnen Bodenwurzeln als eine Lücke in dem Constructionssystem auffassen, eine Auffassung, die, wie das hier zutrifft, noch keineswegs bedeutet, dass auch dessen Wachsthumsthätigkeit zu einer entsprechend unvollkommenen wird, so ist ein ganz bedeutender Rückschritt in letzterem Sinne für die dicken Bodenwurzeln und die Luftwurzeln zu verzeichnen.

Dieser Rückschritt geht häufig noch weiter. Bei ebenfalls noch jungen Stützwurzeln findet man nicht selten ein Schlaffwerden innerer Zellen des scheitelständigen Complexes. Während die äusseren noch dem Wachsthum des umgebenden embryonalen Gewebes passiv folgen und hier und da von Einzeltheilungen begleitete diesbezügliche Streckung zeigen, verlieren Innenzellen ihre Turgescenz. Von diesem Stadium bis zum völligen Zusammenfallen ist nur ein Schritt. Es werden dann die zusammenfallenden Zellen leicht zerrissen. Eine lysigen entstandene, grossentheils mit Zellfetzen ausgefüllte Höhle wird bemerkbar, deren Wandung die peripherischen, immerhin noch ziemlich zahlreichen Zellen des Complexes ausmachen. Diese folgen auf früher beschriebene Weise noch immer passiv dem Wachsthum des umgebenden Bildungsgewebes, wobei es nicht ausgeschlossen ist, dass sich unter Zusammenfallen innerer Zellen die bereits vorhandene centrale Höhle noch vergrössert.

Nicht alle Stützwurzeln machen einen derartigen Entwickelungsgang durch. Dass indessen überhaupt Fälle vorkommen, in denen centrale Zellen des scheitelständigen Complexes zerstört werden, zeigt, dass aus einer Lücke des Constructionssystems eine wirkliche Gewebslücke werden kann. Das vermittelnde Stadium, dasjenige, in dem ein in Bezug auf das

Wachsthum neutraler, in seiner Zellqualität bereits wesentlich zurückgegangener Scheitelcomplex vorhanden ist, dürfte für die genannte Wurzelart die Regel bilden.

Auch die dicken Bodenwurzeln besitzen derartig neutrale Zellcomplexe. Dass sie dessenungeachtet noch längere Zeit wachsen, wurde bereits als sehr wahrscheinlich hingestellt, aber nicht exact bewiesen. Für die Stützwurzeln ist ein derartiger Beweis zu erbringen. Dieselben waren zur Zeit der Untersuchung ca. 5 cm lang. Berücksichtigt man die Entfernung ihrer Spitze von der Bodenoberfläche, so ergiebt sich — es handelte sich in dem vorliegenden Fall um ein grosses, altes Exemplar von Angiopteris —, dass erst etwa der sechste Theil des Längenwachsthums stattgefunden hat. Hierbei ist das Wachsthum im Boden selbst, in den sich die Stützwurzeln schliesslich einbohren, noch gar nicht in Betracht gezogen.

Eine gewisse Analogie, sei es mit den Wurzeln mit neutralem scheitelständigen Zellcomplex, sei es mit den mit einer centralen Höhle versehenen, zeigen die Stammvegetationspunkte mancher Liliaceen. An anderer Stelle[1]) habe ich bereits beschrieben, dass junge Exemplare von Lilium camtschatcense, die in der laufenden Vegetationsperiode noch nicht zum Blühen gelangen, zu einer Zeit, in der der oberirdische Spross etwa ein Drittel der späteren Höhe erreicht hat, ein Zurückgehen der Zellen des Vegetationspunktes wahrnehmen lassen. Die Zellen werden wasserhell, die Kerne substanzarm und die Wände nach und nach schlaffer. Schliesslich geht der Vegetationspunkt sammt den jüngsten Blattanlagen vollständig ein. Er wird als zusammenfallendes Gebilde durch das energische Wachsthum tieferer Theile bei Seite geschoben. Dies hindert die Pflanze keineswegs die normale Höhe zu erreichen. Das diesbezügliche Wachsthum findet ohne Vegetationspunkt statt, was um so leichter geschehen kann, als für die Anlage seitlicher Organe, der Blätter, bereits zur Genüge gesorgt war.

Bei den Wurzelvegetationspunkten von Angiopteris kommt die Anlage seitlicher Organe nicht in Betracht. Nur für die Regeneration der Wurzelhaube, die nicht entbehrt werden kann,

---

1) Pringsheim's Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. XXV, 1893, p. 453.

muss Sorge getragen werden. Das Eingehen des Vegetationspunktes wird somit hier nur ein partielles durch das Zurückgehen und Absterben des scheitelständigen Complexes gekennzeichnetes sein. Es vollzieht sich in den Zellen des letzteren unter, wie bereits mitgetheilt wurde, ähnlichen Begleiterscheinungen wie bei Lilium camtschatcense. Eingeleitet wird der Absterbeprocess in den Wurzeln mit neutralen scheitelständigen Zellen, durchgeführt ist er mit dem Vorhandensein einer Scheitelhöhle.

Bei Lilium sowohl wie bei Angiopteris wäre das interessanteste Moment das Wachsthum der betreffenden Organe ohne Vegetationspunkt oder scheitelständiger Theile eines solchen, das ja hier wie dort noch ein recht beträchtliches genannt werden muss. Hieraus ergiebt sich, dass die Regeneration der Gewebe, als deren Ausgangspunkt der Vegetationspunkt ganz allgemein betrachtet gilt, nöthigenfalls auch ohne diesen oder seinen Scheitel vor sich gehen kann. Vorausgesetzt ist allerdings hierbei, dass für diesen Zweck ein genügendes Quantum embryonalen Gewebes noch zurückblieb. Die Bedeutung der Vegetationspunkte, als der Orte der Anlage seitlicher Organe, wird aus schon angeführten Gründen hierdurch nicht berührt.

Ob die hier beschriebenen Vorgänge mehr Ausnahmen sind oder ob sie, sei es bei niederen, sei es bei höheren Gewächsen, häufiger vorkommen, müssen fernere in dieser Richtung zu unternehmende Arbeiten ergeben.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV und XVI. Angiopteris evecta Hoffm. Wurzel.

Tafel XV.

Die Wurzelspitze dünner Bodenwurzeln oder Theile solcher median längs.

Fig. 1. Die Wurzelspitze ziemlich vollständig gezeichnet. *G* das entstehende axile Gefässbündel mit den Gefässen (*gf*) und den Gefässinitialen (*i*). *E* Epidermis; *Wh* Wurzelhaube; *S* scheitelständige Doppelzelle. *a—d* scheitelständiger Gesammtcomplex, anschliessend an die grossen seitlichen Zellen bei *i* und *k*. Ueber *g—h* die Bildungsschicht für Aussenrinde, Epidermis und Wurzelhaube. Vergr. 1 : 190.

Fig. 2—5. Theile von Längsschnitten. Entwickelung der Zellen des Scheitelcomplexes *a—d*. *A—B* bezeichnet die Längsachse der Wurzel. Vergr. 1 : 190.

Fig. 6. Fortsetzung. Hervortreten einer scheitelständigen, genetisch zu dem Complex *a—d* gehörigen Tochterzelle (*S*) unter Verschiebung seitlicher Elemente. Vergr. 1 : 190.

Fig. 7. Ungleiches Wachsthum der Derivate einer scheitelständigen Zelle (*a—d*). Vergr. 1 : 190.

Fig. 8. Die Mutterzelle des Scheitelcomplexes (*a—d*) ist in die Breite gewachsen (Fächerwachsthum). Aehnlichkeit der ersteren mit einer Scheitelzelle in Bezug auf Lage, Gestalt und Grösse. Vergr. 1 : 190.

Tafel XVI.

Fig. 1 u. 3—19 dünne Bodenwurzeln. Fig. 2 Stützwurzel.

Fig. 1. Längsschnitt. Ziemlich vollständig. Eine Zelle (*S*) nimmt die Scheitelspitze ein. Bei *i* und *k* die zugehörigen seitlichen des Complexes. Die übrigen Bezeichnungen wie oben. Vergr. 1 : 190.

Fig. 2. Längsschnitt durch die dicke, oberirdisch entspringende Stützwurzel. *a—d* Complex wasserheller, scheitelständiger Zellen mit ziemlich willkürlicher Anordnung der Wände. *P* embryonales, für die quantitativ sehr mächtige Rinde bestimmtes Gewebe, das sich lebhaft periklin theilt. *G* axiles Gefässbündel. *gf* Gefässe und ihre Initialen. *Wh* Wurzelhaube. *A—B* Längsachse der Wurzel. Vergr. 1 : 160.

Fig. 3 u. 4. Centrale Theile des Querschnittes. Scheitelständiger Zellcomplex, bestehend aus einer Innenzelle (*a—d*), die sich zum Einschieben sich kreuzender Längswände (*e—f* und *h*) anschickt. *A—B* und *C—D* Medianwände. Vergr. 1 : 90.

Fig. 5—11. Aehnliche Schnitte. Verschiedene Entwickelungsstadien. Die Derivate der in Kreuztheilung getretenen Zelle *a—d* wachsen ungleich. Von ihnen gelangt eine grössere Zelle (*S*) schliesslich wieder in die Scheitelmitte. Vergr. 1 : 190.

Fig. 12—14. Querschnitte über dem scheitelständigen Complex. Initialplatte des axilen Gefässbündels. *C* Centrum. *A—B* und *C—D* Medianebenen. *a—d* Umgrenzungslinie des künftigen Gefässbündels. Vergr. 1 : 190.

Fig. 15—19. Entstehung des Gefässbündels. *a—d* Umgrenzungslinie. *P* Rinde. Entwickelung des zuerst vier- und dann mehrstrahligen Gefässsternes und des dazwischen befindlichen Phloëms. Vergr. 1 : 190.

Ueber die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit.

Von

Ludwig Jost.

Mit Tafel XVII und 1 Holzschnitt.

Die Frage nach der Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit ist erst vor drei Jahren von H. Vöchting (1) in ausführlicher Weise bearbeitet worden, so dass es überflüssig erscheint, hier nochmals auf die ältere Literatur einzugehen. Das Resultat, zu dem Vöchting gekommen ist, lautet mit dessen eigenen Worten, wie folgt (1, S. 12): „Unsere Versuche lehren übereinstimmend, dass das Leben des ausgebildeten Laubblattes an seine Assimilationsthätigkeit, und zwar unmittelbar, gebunden ist. Wird die letztere durch Entziehung der Kohlensäure gehemmt, so treten Störungen ein, welche früher oder später mit dem Tode endigen. An empfindlichen, besonders den periodisch beweglichen Blättern äussern sich die Störungen rasch; sie zeigen sich in Aenderungen der normalen Bewegung, eigenthümlichen Krümmungen, Verwandlungen der Farbe, Erlöschen der Empfindlichkeit bei reizbaren Organen und schliesslich im Einschrumpfen oder Abfallen. — Aber nicht nur das ausgewachsene, auch das sich entwickelnde Blatt ist von seiner Assimilationsthätigkeit abhängig, doch sind hier zwei Stadien zu unterscheiden. Das erste, in welches die Anlage des Blattes am Vegetationspunkte, seine nächste Gestaltung, beim zusammengesetzten Blatt die Anlage und erste Ausbildung der Seitenglieder fällt, ist nicht an den Assimilationsprocess gebunden. Das zweite aber, welches sich vorzüglich als das der Entfaltung, der Flächen- und Volumzunahme darstellt,

steht im Abhängigkeitsverhältniss von jenem Process. Wird de
selbe verhindert, so erlangt das Blatt seine normale Gesta
nicht, selbst wenn es, wie bei der Kartoffel, ein beträchtlich
Wachsthum zeigt. Von abnormen Krümmungen abgesehen, zeig
sich Störungen in mangelhafter Ausbreitung der Fläche, in Kräus
lung, sowie in Verkümmerung und Missgestaltung derselben. Ei
mal vorhanden, bleiben sie unheilbar, auch dann, wenn die Pflan
wieder unter normale Lebensbedingungen versetzt wird."

Die Versuche, auf denen die eben mitgetheilten Resulta
basiren, sind in einer Weise sorgfältig ausgeführt und dur
Parallelversuche controlirt, dass an ihrer Richtigkeit nicht g
zweifelt werden kann. Das Resultat aber ist in hohem Gra
überraschend und bedarf einer Erklärung. Wie ist es möglic
dass das einzelne Blatt einer Mimosa im kohlensäurefreien Rau
am Licht schon in 2—3 Tagen zu Grunde geht, während ande
am Licht assimilirende Blätter ihm doch Nahrung zuführen müsse
Vöchting hält es für möglich (1, S. 13), dass die Leitung
organe des Blattes von einem gewissen Alter ab das zur Erha
tung des Blattes nothwendige Material anfangs schwer und da
gar nicht mehr von der Basis nach der Spitze des Blattes (wo
aber in umgekehrter Richtung) befördern können. Das Bla
im kohlensäurefreien Raum müsste also nach dieser Vorstellu
verhungern. — Ganz anders ist eine zweite Vorstellung, d
Vöchting ebenfalls mittheilt. Er geht davon aus, dass d
jugendliche Blatt zunächst im kohlensäurefreien Raum wächs
dass ihm also Stoffe vom Stamm aus zugeführt werden. A
die Dauer aber genügen diese Stoffe nicht, „und es bedarf no
weiterer Zufuhr. Offenbar kann es sich hierbei aber nicht u
beliebige Assimilationsproducte handeln, da nicht einzusehen i
warum diese nicht auch vom Stamm her sollten bezogen werd
können. Vielmehr muss das Verhältniss derart sein, dass, soba
das Blatt in das Stadium der eigentlichen Entfaltung übertri
sein Wachsthum und seine Assimilation miteinander verbunde
und von einander abhängige Vorgänge darstellen." Wachsthu
des Blattes und Assimilation sollen zum Theil einen und de
selben Process bilden, die Assimilation soll im Wachsthum b
stehen, nur der Ueberschuss an assimilirter Substanz soll a
Stärke auftreten. Auch im erwachsenen Blatte müsste da

ein solcher Stoffwechsel stattfinden, ohne welchen das Blatt zu Grunde geht.

Vöchting macht durchaus nicht den Anspruch, mit einer der beiden Anschauungen eine Erklärung der beobachteten Erscheinungen zu geben, er legt den Hauptwerth auf die Feststellung des Thatsächlichen.

Die Vöchting'schen Anschauungen wollten mir von vornherein nicht ganz plausibel erscheinen. Gegen die erste derselben hat sich neuerdings auch F. Rosen (1) gewendet, indem er hervorhob, dass irgend welche Einrichtungen in den Leitungsbahnen der Blätter, welche die Ableitung von Stoffen der Zuleitung gegenüber begünstigen sollten, nicht bekannt sind. Man wird diesem Einwande nur zustimmen können. Weniger zutreffend dagegen scheinen mir die Bemerkungen desselben Autors gegen die zweite Vöchting'sche Vorstellung: „Es bleibe unerklärt, weshalb das nicht assimilirende Blatt in CO_2-freier Luft überhaupt wächst.“ Mir erscheint an dieser Ansicht vielmehr bedenklich, dass sie nothwendiger Weise zur Annahme führen muss, auch das erwachsene Blatt bedürfe noch eines „in Wachsthum bestehenden“ Stoffwechsels, was nicht recht zu begreifen wäre. — Somit dürfte es kein ganz unnützes Unternehmen sein, nach einer neuen Erklärung des in Frage stehenden, höchst auffallenden Phänomens zu suchen.

Als ich im Sommer 1893 anfing mich mit der Frage nach den Ursachen der Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit zu beschäftigen, schienen mir zwei verschiedene Gesichtspunkte geeignet, zu neuen Fragen und neuen Experimenten anzuregen. Einmal war mir von früher her bekannt, dass die Blätter eines im Dunkeln befindlichen Sprosses in gegenseitiger Abhängigkeit stehen, sich gegenseitig die ihnen von aussen, von irgend welchen Reservestoffbehältern zuströmende Nahrung streitig machen. Und zwar sind es die jüngeren Blätter, welche in diesem Kampfe siegen. Der Vegetationspunkt bildet, so lange noch Nahrung vorhanden ist, neue Blätter aus und ältere gehen dafür zu Grunde. Das Absterben basaler Blätter bei gleichzeitiger Neubildung anderer am Vegetationspunkt kann man z. B. gut an keimenden, etiolirenden Feuerbohnen wahrnehmen. Schneidet man an solchen dann die Spitze weg, so

geht das Wachsthum auf einen Seitenspross über, entfernt m
aber alle Vegetationspunkte, und sorgt man auch dafür, d
die neu sich bildenden rechtzeitig ausgeschnitten werden,
bleiben die schon gebildeten Blätter nicht nur länger am Leb
als unter anderen Umständen, sondern sie erreichen auch grösse
Dimensionen. Die Vermuthung lag nahe, dass im kohlensäur
freien Raum Aehnliches stattfinde; dann wäre anzunehmen, da
Stoffe aus den in der normalen Atmosphäre assimilirenden Blätte
durch den Stamm in den kohlensäurefreien Raum geleitet werd
und dort von den jungen unausgewachsenen Blättern an sich g
rissen werden, so dass sie den schon erwachsenen Blättern nic
zu gute kommen können. Wenn diese Vorstellung zutrifft, da
muss ein einzelnes ausgewachsenes Blatt im kohlensäurefrei
Raum am Leben bleiben, wenn alle concurrirenden Knospen a
der Pflanze entfernt werden.

Der zweite Gesichtspunkt war der folgende: Die Entziehun
der Kohlensäure ist nicht der einzige Weg, um das Blatt a
seiner Assimilationsthätigkeit zu hindern, auch durch Lichtent
ziehung kann man denselben Effect erzielen; es ist zu unte
suchen, ob die Erscheinungen, die sich im Dunkeln am Blatt
beobachten lassen, mit den im kohlensäurefreien Raum constatirte
identisch sind. Die von Vöchting mit der Kartoffel im Dunkel
und im kohlensäurefreien Raum ausgeführten Versuche dienen zu
Entscheidung anderer Fragen; dagegen liegen ja schon in de
bisherigen Literatur zahlreiche Erfahrungen mit der Mimosa i
Dunkeln vor. Es ist bekannt, dass die Mimosen in die soge
nannte Dunkelstarre übergehen, es ist aber weiter bekannt, un
Vöchting hat ausdrücklich darauf hingewiesen (1, S. 6), das
hier die Störungen lange nicht so schnell eintreten als im CO_2
freien Raum. „Dieser schnellere Verlauf der Zerstörungsprocesse"
— sagt Vöchting (1, S. 7) — „beruht offenbar darauf, dass
wenn während der Einwirkung des Lichtes durch Entziehung de
Kohlensäure die Assimilationsthätigkeit gehemmt ist, die Sub
stanz des Blattes selbst durch das Licht, sei es in Folge ge
steigerter Oxydation[1]), sei es auf andere Weise, rasch angegriffe

1) N. Pringsheim, Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in de
Pflanze. Jahrbücher, Bd. XII, 1881.

und zerstört wird. Auch diesen Vorgang kann man ein Verhungern nennen, doch ist es fraglich, ob er, von dem Unterschiede im zeitlichen Verlauf abgesehen, seiner sonstigen Natur nach mit demjenigen übereinstimmt, welcher am verdunkelten Blatte eintritt."

Es ist klar, dass hiermit eine neue Möglichkeit auftaucht, die rasche Zerstörung des Blattes im kohlensäurefreien Raum zu erklären. Das Licht kann als solches schädlich wirken und diese Wirkung kann durch den Assimilationsprocess wieder aufgehoben werden, oder wenn man eine etwas speciellere Annahme macht: das Licht veranlasst die Entstehung von Substanzen im Blatt, die das Blatt zum Absterben bringen, wenn sie nicht bei der Kohlenstoffassimilation vernichtet werden. — Um diese Vermuthung zu prüfen, war es aber nöthig, die Dunkelversuche etwas anders einzurichten, als das bisher geschehen war. Wenn in den Versuchen mit kohlensäurefreier Luft die basalen Blätter unter normalen Bedingungen gehalten wurden, so musste das auch in den Dunkelversuchen geschehen: nur der Gipfel der Pflanze durfte in den dunkeln Raum geführt werden, die Basis musste unter möglichst günstige Verhältnisse gebracht werden.

Hiermit sind die Fragestellungen für die vorliegende Untersuchung gegeben. Die einzelnen Versuche finden sich im ersten Abschnitt der Abhandlung ausführlich zusammengestellt, wie das für denjenigen, der sie wiederholen will, nöthig ist. Die Resultate der Versuche aber, die sich nicht nur auf die ursprüngliche Fragestellung, sondern auch auf die Lehre von der Dunkelstarre beziehen, werden im zweiten Abschnitt zusammenhängend dargestellt.

A. Specieller Theil.

Protocoll der Versuche.

I. Versuche mit Phaseolus multiflorus.

Samen am 1. März ausgesäet. Die Keimpflanzen entwickeln sich im Gewächshaus; die Versuche werden im Laboratorium ausgeführt.

Versuch 1—5. 12. April wird der Gipfel von fünf Pflanzen in die grosse Dunkelkiste mit doppeltem Deckel [1]) möglichst lichtdicht eingeführt, die Basis bleibt am Licht, nahe an einem Südfenster. Sämmtliche Knospen werden aus den Achseln der am Licht befindlichen Blätter ausgeschnitten.

Versuch 1.

Am Licht: Fünf erwachsene und ein noch wachsendes Blatt.
In der Kiste: Der intacte, 2,5 cm lange Gipfel der Pflanze mit der Knospe.

Diese Knospe entwickelt einen langen, windenden Spross mit zahlreichen Blättern, die aber recht klein bleiben, und von denen das unterste (1) schon am 28. April abfällt. Am 8. Mai haben die fünf untersten Blätter im Dunkeln mediane Fiederblättchen von folgender Grösse gemacht:

	lang mm	breit mm	
2) . . .	16	14	
3) . . .	31	25	
4) . . .	20	14	
5) . . .	10	8	noch nicht ausgebreitet
6) . . .	15	10	noch nicht ausgebreitet

An diesem Tage wird dann über Blatt 6 decapitirt und aus den Achseln der Blätter 2—6 die Knospen entfernt.

5. Juni: Alle fünf Blätter noch am Leben, zeigen bedeutende Grössenzunahme:

	mm	mm
z. B. 3) . . .	55	37
6) . . .	55	40

Versuch 2 (12. April).

Am Licht: Fünf erwachsene Blätter.
In der Dunkelkiste: Sprossende von 18 cm Länge mit der Knospe und zwei Blättern.

---

1) Dieselbe ist am Anfang des dritten Theiles dieses Abschnittes ausführlicher beschrieben.

Blatt 1 mit 30 mm langem medianen Blättchen,
Blatt 2 mit Stiel 20 mm lang.
Zwischen beiden ein Internodium von 12 cm.
Ueber Blatt 2 Knospe von 4 cm Länge.

Bis zum 5. Juni ist ein Spross von **3 m** Länge hinzugewachsen, der von Zeit zu Zeit von der Stütze abgewickelt und auf den Boden der Kiste gelegt wurde; das Ende windet stets wieder an der Stütze empor. 15 neue Blätter haben sich entfaltet, die untersten von der Grösse von Blatt 1, die obersten mit kleinerer Lamina, ebenso grossen oder grösseren Stielen.

Grösse von Blatt 1 am 29. April:

Hauptstiel 8,4 cm lang { Endblättchen 32/22 mm; Seitenblättchen 28/18 „

Grösse von Blatt 15 am 5. Juni:

Hauptstiel 15 cm lang { Endblättchen 20/18 mm; Seitenblättchen 16/11 „

Die Knospe hätte noch weiter getrieben, der Versuch wurde aber abgebrochen. Die untersten Blätter sind schon abgefallen; Blatt 1 z. B. schon am 29. April.

Versuch 3 (12. April).

Am Licht: Fünf erwachsene Blätter, ein halb erwachsenes, ein junges Blatt.

In der Dunkelkiste: Ende der Pflanze mit zwei noch ganz jugendlichen Blättern, von denen das ältere entfernt wird. Entfernt wird ferner die Endknospe und die Seitenknospen. Demnach verbleibt am Ende der Pflanze im Dunkeln nur ein einziges Blatt, das etwa 0,5 cm lang ist.

Nach vier Tagen, am 16. April, ist der ursprünglich nicht ganz 5 cm lange Stengel in der Kiste auf mindestens 20 cm herangewachsen, er hat sowohl unterhalb wie oberhalb des Blattes eine verticale Stange umwunden. Das Blatt ist 1 cm lang, der Stengelstumpf über ihm ebenfalls 1 cm lang.

Am 4. Mai: Stiel des vollkommen etiolirten Blattes 11 cm lang; Endblättchen 60 mm lang, 50 mm breit; ein Seitenblätt-

chen 50/40 mm. Dabei ist die Lamina der Blättchen von unten concav eingekrümmt. Es fällt auf, dass die Blättchen sich bewegen; wegen der starken Krümmung kann der Winkel, den sie mit dem Blattstiel bilden, sehr schlecht gemessen werden, es kann nur der Abstand (a) der Spitze des Endblättchens von der Stütze und der Abstand (b) der Spitzen der Seitenblättchen von einander gemessen werden.

			a cm	b cm	
8. Mai,	Morgens	9 h.	6,0	3,0	
	Nachm.	3 h.	7,0	3,5	
9. Mai,	Morgens	10 h.	8,0	2,5	sehr heller Tag
	Nachm.	2 h. 30	8,5	4,5	
	Abends	11 h.	6,0	0,8	
10. Mai,	Morgens	8 h. 45	5,0	0,0	trüb; Regen
	Nachm.	2 h. 30	7,5	2,2	
	Abends	7 h.	6,0	2,8	
	Nachts	12 h.	7,5	2,0	

Am 5. Juni wird der Versuch abgebrochen. Es waren an der Pflanze inzwischen stets alle in der Kiste und ausserhalb auftretenden Knospen entfernt worden, die am Licht producirten Stoffe dienten also ausschliesslich dem einen im Dunkeln befindlichen Blatt, das eine Grösse erreicht, wie sie sonst bei etiolirten Blättern nie beobachtet wurde, sie stimmt, wie die nachfolgende Tabelle zeigt, annähernd mit derjenigen der Lichtblätter überein. Der Stengel unterhalb des Blattes war 23 cm, der Stengelstumpf darüber 12 cm lang geworden.

	Stiel	Blattspreite		
		lang	breit	
	mm	mm	mm	
Etiolirtes Blatt . . .	120			
Endblättchen . . .		110	100	eingerollt
Seitenblättchen . .		110	75	„
Primordialblätter . .	55	110	110	
	60	115	120	
Normales grünes Blatt	120			
Endblättchen . . .		115	97	

	Stiel	Blattspreite lang	breit
	mm	mm	mm
Seitenblättchen 1 .		95	73
Seitenblättchen 2 .		100	70
Normales grünes Blatt	120		
Endblättchen . . .		110	83
Seitenblättchen 1 .		85	70
Seitenblättchen 2 .		80	72

Versuch 4 (12. April).

Am Licht: Drei erwachsene Blätter.

In die Kiste wird ein Trieb von 34 cm eingeführt, von diesem aber bleiben nur die untersten 10 cm Stengel mit einem schon weit vorgeschrittenen Blatte erhalten, alles andere wird entfernt.

Stiel des Blattes . 5 cm lang,
Endblättchen . . 70 mm lang, 55 mm breit,
Seitenblättchen . . 50 „ „ 43 „ „

Bis zum 22. April ist das Blatt ziemlich gewachsen und an den sehr stark eingekrümmten Blättchen werden ziemlich regelmässige Bewegungen beobachtet, die durchaus den nyctitropischen Bewegungen normaler Blätter entsprechen.

Bei Nacht berühren sich die Spitzen der Seitenblättchen oder greifen sogar übereinander, bei Tag weichen sie stark auseinander. Das Endblättchen umgreift bei Nacht mit seiner gebogenen Lamina die Seitenblättchen, bei Tag rückt es weit von diesen weg.

26. April	$1^1/_2$ h.	Morgens	Stellung der Spitze des Endblättchens am Boden der Kiste markirt,
	9 h.	„	Spitze ist um 32 mm vom Stengel weggerückt,
	12 h.	Mittags	Spitze ist um weitere 10 mm vom Stengel weggerückt,
	4 h.	Nachm.	Spitze ist um 23 mm zurückgegangen.

Am 9. und 10. Mai wurde dann in derselben Weise gemessen wie in Versuch 3.

			a cm	b cm	
9. Mai,	Vorm.	10 h.	8,0	+ 4,0	
	Nachm.	10 h.	4,0	— 2,0	(Blattspitzen greifen also 2 cm übereinander!)
10. Mai,	Vorm.	9 h.	7,5	+ 3,0	

Am 5. Juni wird der Versuch abgebrochen, das Blatt, welches 54 Tage im Dunkeln zugebracht hat, ist nach und nach ganz vergilbt, es hat einige ganz abgestorbene, durchsichtige, ja sogar schon einige eingetrocknete Stellen. Grösse: Stiel 12 cm. Endblättchen 100/75 mm. Seitenblättchen 50/65 mm.

Es ist also noch bedeutend gewachsen.

Versuch 5 (12. April).

Am Licht: Fünf erwachsene Blätter.
In der Kiste ein Spross von 45 cm Länge, der intact bleibt.

Er besteht aus:

Stengelstück 1 von 5 cm Länge;
Blatt 1: Stiel 6 cm, Endblättchen 56/42 mm, Seitenblättchen 40/37 mm;
Stengelstück 2 von 16 cm Länge;
Blatt 2: Stiel 2 cm, Endblättchen 25/18 mm;
Stengelstück 3 von 16 cm Länge;
Blatt 3: im Ganzen 1,6 cm lang;
Endknospe von ca. 8 cm Länge.

16. April. Schon am Tag zuvor war der Gipfel der Pflanze oben an der Kiste angelangt. Er wurde von der Stütze abgewickelt, auf den Boden der Kiste gelagert und beginnt nun an seinem wachsenden Ende von Neuem in die Höhe zu winden.

Blatt 1: Stiel 8 cm, Endblättchen 60/45 mm, Seitenblättchen 45/41 mm, ist also etwas gewachsen;
Blatt 2: Stiel 8,5 cm, Endblättchen 38/26 mm, = stark gewachsen;
Blatt 3: Stiel 6 cm, Endblättchen 25/20 mm, = stark gewachsen;

Internodium 4: auf ca. 16 cm herangewachsen (1, 2, 3 sind nicht mehr gewachsen);
Blatt 4: Stiel 2,5 cm; Endblättchen 17/20 mm;
Internodium 5: ca. 20 cm;
Blatt 5: im Ganzen 1,5 cm lang;
Internodium 6: ca. 6 cm;
Blatt 6: noch ganz klein;
Knospe ca. 3 cm lang.

Die Blattstiele von Blatt 2 und 3, später auch diejenigen jüngerer Blätter stellen sich ziemlich steil aufrecht, so dass sie beinahe in die Richtung des Erdradius kommen. Auch kehren sie, wenn durch Verschiebung des Stengels eine andere Lage erzielt wird, in die alte Stellung zur Erde zurück.

29. April. Blatt 1: Seitenblättchen fallen ab, vollkommen vergilbt, zum Theil schon eingetrocknet. — Endblättchen noch fest angewachsen, sonst ähnlich. Stiel 9,5 cm, Endblättchen 62/47mm, Seitenblättchen 47/40 mm. Das Blatt ist also nur unwesentlich gewachsen.

30. April. Blatt 2: Endblättchen noch lebend, aber gelb. Seitenblättchen 32/22 mm, abfallend. Das ganze Blatt wird entfernt.

		Stiel	Endblättchen	Seitenblättchen
4. Mai.	Blatt 3:	135 mm	27/27 mm	abgefallen
	„ 4:	130 „	29/27 „	30/22 mm
	„ 5:	105 „	25/22 „	25/19 „
	„ 6:	140 „	25/35 „	40/30 „
	„ 7:	140 „	45/36 „	40/30 „
	„ 8:	130 „	36/30 „	32/24 „
	„ 9—13:	Noch nicht erwachsen.		
7. Mai.	„ 3, 4, 5:	Abgestorben, abgefallen.		
5. Juni.	„ 6—18:	Abgestorben, abgefallen,		
	„ 19—26:	entfaltet,		
	„ 27—31:	in Entfaltung begriffen,		
	„ 32—37:	an der kräftigen Endknospe mit blossem Auge sichtbar.		

Grösse von Blatt 20: Stiel 140 mm, Endblättchen 17/16 mm, Seitenblättchen 17/13 mm (ausgewachsen).
Länge des ganzen im Dunkeln befindlichen Sprosses: 3 m 60 cm.
Durchschnittliche Länge der Internodien: 12 cm.

An den Blattstielen wurden keine Bewegungen constatirt, wohl aber wurde durch zahlreiche Winkelmessungen constatirt, dass End- und Seitenblättchen in Bewegung begriffen waren. Diese Bewegung war schwach und zeigte höchstens an den ältesten Blättern, kurze Zeit nach dem Einbringen in die Kiste, Beziehungen zu dem Lichtwechsel, dem die ausserhalb der Kiste befindlichen Theile der Pflanze unterworfen waren. Auf die Mittheilung dieser Winkelmessungen soll verzichtet werden.

II. Versuche mit der Mimosa im kohlensäurefreien Raum.

Einrichtung der Versuche: Es wurde ein Apparat aufgestellt, der im Wesentlichen nach dem von Vöchting (1, Taf. III, Fig. 2) angegebenen eingerichtet war. Drei in der Mitte durchlöcherte Glasplatten, zum Theil aus mattirtem, zum Theil auch aus durchsichtigem Spiegelglas bestehend, wurden in etwa 1 m Entfernung von einer auf der Südseite des Laboratoriums ins Freie führenden grossen Thüre auf geeigneten Gestellen postirt, welche die zu den Versuchen dienenden Mimosen so aufnahmen, dass der Gipfel derselben durch die Löcher der Glasplatten ragte. Mit Hilfe von durchbohrten und halbirten Korken und mit weichem Wachs wurden die Pflanzen eingedichtet, dann mit grossen ca. 40 Liter haltenden Luftpumpenglocken bedeckt. Die Luft im Innern zweier dieser Glocken wurde durch viele mit concentrirter Kalilauge gefüllte Schalen, die in verschiedenen Höhen angebracht waren, ihrer Kohlensäure beraubt. Durch eine Oeffnung am oberen Ende der Glasglocken waren zwei Röhren eingeführt, deren eine für gewöhnlich geschlossen blieb und nur bei der allabendlich erfolgenden Lufteinleitung benutzt wurde, während die andere in eine ca. 1 m lange weite, mit Kalibimsstein gefüllte Röhre mündete, so dass die von selbst erfolgende Lufterneuerung nur kohlensäurefreie Luft liefern konnte. Da ausserdem noch einige

mit Wasser gefüllte Gefässe im Innern dieser Glocken aufgestellt waren, so war für genügende Feuchtigkeit gesorgt. In der dritten Glocke war normale Luft und diente die in diese eingeführte Pflanze lediglich zur Controle. Beginnen wir mit dieser. Vorher ist nur noch zu bemerken, dass zu allen Versuchen nur Pflanzen verwendet wurden, die längere Zeit schon im Laboratorium zugebracht hatten, also ganz an die dort herrschenden Verhältnisse gewöhnt waren.

Versuch 6 (Controlversuch mit atmosphärischer Luft).

Am 29. Juli wurde der Gipfel der Pflanze mit einem erwachsenen (1) und einem noch in Knospenlage befindlichen Blatt (2) durch die Glasscheibe geführt, eingedichtet und zunächst mit der Glocke nur bedeckt.

Am 2. August wurde dann die Glocke mit Schweineschmalz luftdicht aufgesetzt und im Innern eine kleine Schale mit Wasser zugegeben. Oben an der Glocke ebenfalls zwei Glasröhren, von denen die eine geöffnet ist. Abends Lufterneuerung. Das Blatt 2 ist inzwischen schon weiter entwickelt und das Blatt 3 im Entfaltungsstadium. 4. August. Das Blatt 2 ist nun schön grün geworden, am Blatt 3 haben sich die Secundärstiele schon mit dem Primärstiel in gleiche Richtung gestellt und einzelne Blättchen sind am Nachmittag geöffnet; am nächsten Tage sind alle ausgebreitet und beginnen zu ergrünen. Am 6. August wird Morgens die Schale mit Wasser entfernt und durch zwei Schalen mit concentrirter Schwefelsäure ersetzt. Alle Blätter erweisen sich als vorzüglich reizbar. Während bisher die Luft in der Glocke stets dunstgesättigt war und die Glockenwand stets mit Wasserdampf beschlagen, ist jetzt die Luft sehr trocken und ein Beschlagen der Glocke erfolgt nur nach stärkeren Temperaturdifferenzen. So blieben die Verhältnisse vier Tage lang, und als am 9. August Nachmittags die Schwefelsäure wieder entfernt wurde, erwiesen sich die Blätter trotz der Trockenheit der Luft noch als ausgezeichnet reizbar. Es waren jetzt drei Blätter vollkommen erwachsen, das vierte in Entfaltung. Nun blieb die Pflanze noch bis zum 15. August unter der Glocke und zeigte keinerlei Störungen. Blatt 1 bis 3 hatte ganz normale Grösse; 4 fast ganz erwachsen; Blatt 5 noch ganz klein.

Versuch 7.

Kohlensäurefreie Luft; die in die Glocke eingeführte Spitze wurde entgipfelt und entknospet, so dass nur ein einziges Blatt im kohlensäurefreien Raum sich befand, welches von den ausserhalb in normaler Luft befindlichen Blättern ernährt werden sollte; auch der ausserhalb der Glocke befindliche Theil der Pflanze wurde entknospt.

7a: Am 1. August Abends wurde ein ganz erwachsenes Blatt in den kohlensäurefreien Raum eingeführt, unter der Glasplatte waren im ganzen acht gute Blätter. — Am ersten Tag (2. August) wurde nichts Bemerkenswerthes notirt. Am 3. August waren die Blättchen noch schön grün und gingen um $6^1/_2$ Uhr Abends schon in Schlafstellung, während in Versuch 6 noch volle Tagstellung beobachtet wurde. Am 4. August (am dritten Tag) trat die Nachtstellung schon um $^3/_4$6 Uhr ein und war um $6^1/_4$ Uhr vollendet, während in Versuch 6 erst nach 7 Uhr die Nachtstellung beginnt; auch die Blätter von unserer Versuchspflanze, die ausserhalb der Glocke sind, gingen erst nach 7 Uhr in Schlafstellung. Am vierten Tag ist das Blatt schon stark gelb geworden und beginnt wiederum frühzeitig in Schlafstellung zu gehen, es erreicht aber kein einziges Blättchen mehr dieselbe, und am nächsten Morgen fallen die Blättchen und einzelne Secundärstiele ab. In vier Tagen ist also das Blatt vollkommen abgestorben. Das Wetter war wenig günstig, meist trüb und Regen, doch jeden Nachmittag etwas heiter, so dass für kurze Zeit die Glocke durch Seidenpapier vor zu intensiver Beleuchtung geschützt werden musste. Am 4. August war leider durch ein Versehen längere Zeit der atmosphärischen Luft der Eintritt in die Glocke gestattet gewesen, was wahrscheinlich die Lebensdauer des Blattes verlängert hat.

7b: Genau derselbe Versuch. Ein Blatt in der Glocke, sechs unterhalb. Pflanze ohne alle Knospen.

7. August Vormittags beginnt der Versuch. Schon am Abend desselben Tages tritt die Nachtstellung früher ein als in einem viel jüngeren Blatt der Pflanze des Versuches 6 [1]). Schon

1) Bekanntlich gehen die jüngeren Blätter im Allgemeinen früher in Schlafstellung als die älteren.

am nächsten Morgen, am 8. August, sind einzelne Fiedern abgefallen und die Secundärstiele haben abnorme Stellung. Abends erfolgt keine Nachtstellung mehr und die Blättchen sind gar nicht mehr reizbar, sondern fallen auf Berührung ab, obwohl sie noch ganz grün sind.

7c: Beginn des Versuches am 6. August Vormittags. In der Glocke ist ein ganz junges Blatt, dessen Primärstiel 4 cm, dessen Secundärstiel erst 2,5 cm lang ist. Die Blättchen sind noch geschlossen. Der Gipfel ist natürlich entfernt, die Pflanze entknospet. Unter der Glocke sechs Blätter. In der Glocke viel Kalilauge aber auch viel Wasser, so dass sich über Mittag die Wände beschlagen. Die Blättchen öffnen sich Mittags, gehen aber wie alle jungen Blättchen früh in Nachtstellung.

Am 8. August sind die Secundärstiele stark gewachsen, ebenso die Blättchen. Letztere beginnen zu ergrünen. Normale Tagstellung. $6^1/_2$ Uhr Abends beginnt die Nachtstellung, was ganz normal ist. 9. August: im ganzen normale Tagstellung, doch sind die Secundärfiedern stark gekrümmt. Die Blättchen sind alle ergrünt, einzelne basale fangen an zu vergilben. Diese letzteren gehen nicht mehr in Nachtstellung, die grünen aber etwas zu früh. Am 10. August sind noch mehr Blättchen gelb und einzelne fallen ab. Am 11. ist etwa die Hälfte gelb, auch die grünen sind für Berührung nicht mehr reizbar, doch gehen sie noch in Schlafstellung. Der Versuch wird abgebrochen.

Entsprechend den Erfahrungen von Vöchting ist auch hier das jugendliche Blatt im kohlensäurefreien Raum zuerst bedeutend gewachsen, ist grün geworden und dann erst sind die Störungen aufgetreten. Leider wurde versäumt, das Blatt am Ende des Versuches zu messen, doch genügt ja die auf Augenmaass basirte Angabe, dass das Blatt nicht ganz normale Grösse erreicht hat, als die Störungen begannen. Das Wetter war wie bei allen anderen Versuchen recht schlecht, trüb und regnerisch, selten Sonne.

7d: Zu diesem Versuch wurde dieselbe Pflanze verwendet, wie zu 7c. Das oberste der bisher ausserhalb der Glocke befindlichen Blätter wurde nach Entfernung des bisherigen Versuchsblattes in die Glocke, in den kohlensäurefreien Raum eingeführt. Es war während der Dauer des Versuches 7c vollkommen gesund

und reizbar geblieben. Beginn des Versuches 11. August Aben
Am 12. August geht das Blatt zu normaler Zeit in Schl
stellung. Am 13. Abends erfolgt nur noch an einzelnen Fied
Nachtstellung, einige fallen schon ab. Am 14. Morgens
Blättchen auf Berührung gar nicht reizbar, völlig grün, lei
abfallend.

Versuch 8.

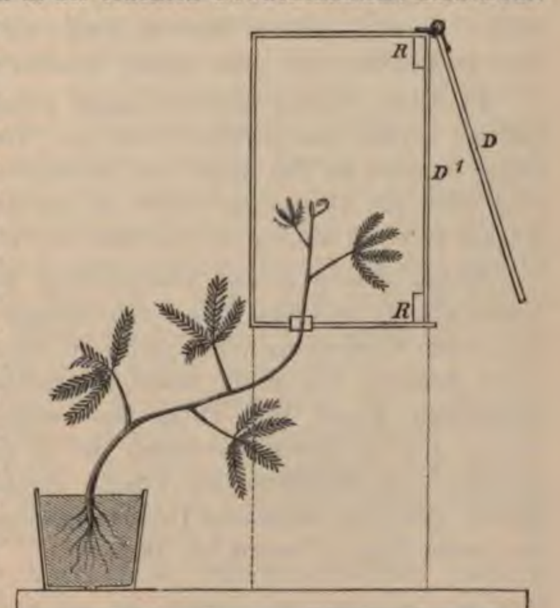
Gipfel der Pflanze im kohlensäurefreien Raum, unentknosp
so dass sich also neue Blätter in der Glocke bilden könn
(Versuchsanordnung Vöchting's).

8a: In der Glocke Blatt 1 erwachsen, Blatt 2 noch nic
erwachsen, Blättchen noch nicht ausgebreitet. Ausserhalb d
Glocke fünf Blätter. Beginn des Versuches 1. August Aben
Am 3. August sind Vormittags schon einzelne Blättchen d
Blattes 1 vergilbt; Blatt 2 fängt an die Blättchen zu öffn
Schon um $^3/_4$ 5 Uhr Abends ist das Beginnen der Nachtstellu
an Blatt 1 zu beobachten, dieselbe macht aber bis $6^1/_2$ Uhr kei
Fortschritte. Um diese Zeit ist 2 vollkommen geschlossen; 1
auch um $^1/_2$ 11 Uhr Abends noch fast ganz in Tagstellung u
verändert sich nicht mehr. Am andern Morgen (4. August) kei
Reizbarkeit mehr, Blättchen auf Berührung abfallend. Blatt
nicht weiter verfolgt.

8b: Wiederholung des Versuches 8a mit einer ander
Pflanze. Diesmal wird durch Einführung von viel Wasser d
Feuchtigkeit der Luft in der Glocke sehr gesteigert. — In d
Glocke: Blatt 1 ganz erwachsen, 2 fast ganz erwachsen; 3
Entfaltung begriffen. Beginn: 4. August Vormittags. A
5. August gehen 1 und 2 annähernd zu normaler Zeit in Schl
stellung. Am 6. August Abends 6 Uhr ist am Blatt 1 e
Secundärstrahl schon in Schlafstellung gegangen, die anderen n
stark vergilbten Blättchen noch nicht; diese gehen auch nic
mehr in Schlafstellung. Blatt 2 dagegen nimmt noch mit all
Blättchen Nachtstellung ein. Am 7. August Vormittags si
am Blatt 1 viele Fiedern abgefallen, die anderen fallen auf B
rührung ab. Am Blatt 2 fallen zwar die Blättchen nicht a
aber sie sind für Berührung absolut unempfindlich. Der Versu
wird daher abgebrochen.

III. Versuche mit der Mimosa im Dunkeln.

Die folgenden Versuche 10, 11, 14—18, 20 und 21 wurden mit einer Dunkelkiste von 130 cm Länge, 70 cm Höhe und 45 cm Tiefe angestellt, deren Wände nach Möglichkeit gedichtet waren. Sie war auf einem am Südfenster des Laboratoriums stehenden Tisch in geeigneter Weise aufgestellt, so dass die Gipfel der Mimosen nahe der vorderen unteren Kante vom Boden aus in den dunkeln Raum geleitet werden konnten, während die grünen Laubblätter dem directen Sonnenlicht ausgesetzt wurden. Die Pflanzen gediehen unter diesen Umständen sehr gut. Mimosa ist durchaus nicht nur in der feuchten Gewächshausluft kultivirbar.



Auf der Rückseite der Kiste war ein grosser, mit Charnieren beweglicher, und auf dickem Filz liegender Deckel (*D*) angebracht, der zum Zwecke des Beobachtens gehoben werden konnte. (Der zweite Deckel *(D¹)* der Skizze wurde erst bei den Versuchen des Jahres 1894 angebracht.) — Die Einführung der Pflanzen geschah durch Löcher, in welchen durchbohrte und halbirte Korke sassen. Mit Wachs wurden dann die Lücken möglichst ausgestopft und sodann der ganze Boden 1—2 cm hoch mit trockenem Sand bedeckt, so dass Lichteintritt ausgeschlossen erschien. In der That entwickelten sich die Sprosse im Innern völlig etiolirt. Die beobachteten Bewegungserscheinungen machten es nöthig, ein Eindringen von Lichtspuren nach Möglichkeit auszuschliessen, deshalb wurde im Frühjahr 1894 der Kasten innen mit dickem braunem

Packcarton austapezirt, der Filzbelag des Deckels noch verbess
und unter dem Holzdeckel noch etwas weiter innen ein Rahmen
angebracht, auf welchen ein dicker undurchsichtiger Carton
legt wurde, der somit einen zweiten Deckel (D^1) bildete.
diente der Apparat auch zu den Versuchen mit Phaseolus 1—

Für die Versuche 14—16 wurde er dann schliesslich in
Weise verwendet, dass der Deckel nach oben kam, die bishe
Unterseite nach vorne. Damit kamen die Pflanzen ganz aus d
Schatten der Kiste heraus, aber es fiel dafür die beque
Dichtung der Einführungsstelle mit Sand weg. Die Einfügun
stelle wurde hier sorgfältig mit geschwärztem Wachs gedicl
und von aussen her noch vollständig mit schwarzem Papier
klebt. Vom 15. August 1894 an wurde die Kiste im Gewäc
haus aufgestellt, und zwar wieder in ihrer alten Lage.

In diesem Kasten konnten immer gleichzeitig fünf Pflan
kultivirt werden und gediehen recht gut; wenn auch der Kas
einige Stunden im Tag direct von der Sonne getroffen wurde,
stieg doch die Temperatur selbst in den heissen Tagen Anf
August 1893 im Innern nie viel über 30 ° C.

Ausser diesem grossen Dunkelkasten bediente ich mich
Versuch 9, 13 und 22a einiger Cartonkästen (35 × 35 × 60 c
über deren Einrichtung weiter nichts zu bemerken nöthig ist;
waren jedenfalls nur wenig lichtdicht; später wurden kleine
mehrfachen Lagen von Packpapier umgebene Holzkästcl
30 × 25 × 25 cm gross, verwendet, die an einer kleinen Seite
der Mitte zur Aufnahme der Pflanze durchlocht und auf ei
grossen Seite mit doppeltem Deckel versehen waren, ähnlich
die grosse Kiste (Versuch 12, 18, 19).

In den folgenden Versuchen sind die Blätter mit 1, 2, 3
bezeichnet; stets ist 1 das älteste. Mit I, II, III werden Prim
Secundär- und Tertiärgelenke des Blattes, oder auch primä
secundärer Blattstiel und Blättchen bezeichnet. Die Zeitanga
sind durch *V* (= 12 h. Nachts bis 11 h. 59 Vormittags) und du
N (= 12 h. Mittags bis 11 h. 59 Nachts) näher charakterisirt.

a) Versuche mit etiolirten Blättern der Mimosa (9—16).

Versuch 9.

Gipfel einer Mimosa am 12. Juni 1893 in den dunkeln Pappkasten eingeführt. Seitenknospen der Pflanze werden entfernt. 27. Juni: Blatt 1, das schon mehr oder weniger erwachsen in's Dunkle gekommen war, ist abgefallen; 2 zu einem etiolirten Blatt herangewachsen, dessen secundäre Stiele ca. 5 cm lang sind; 3 ebenfalls etiolirt, Secundärstiele erst 3 cm lang. Beide Blätter abgeschnitten und zu Versuchen verwendet, nachdem constatirt ist, dass sie im primären und in den tertiären Gelenken für Berührung reizbar sind.

4. Juli: Blatt 4 ist stark herangewachsen; Stiel I: 6,5 cm, Stiele II: 3,5 cm. Blatt 5 wächst. 8. Juli: Blatt 4 hat normale Grösse, Morgens 9 h. ist sein Stiel I steil aufgerichtet, dem Stengel angepresst, die Blättchen etwas ausgebreitet. Blättchen am Ende eines Stieles II durch Anbrennen gereizt, sie schliessen sich, und diese Bewegung schreitet auch auf die drei anderen Stiele II fort, dagegen erfolgt eine Senkung des Gelenkes I erst nach Berührung; dann um 45°. — Nach dieser starken Reizung öffneten sich die Blättchen an diesem Tage nicht mehr. Am nächsten erfolgte die Oeffnung in den Morgenstunden wieder von selbst, um 11 Uhr Vorm. aber waren sie schon wieder geschlossen.

Am 10. Juli um 8 h. Vorm. Tagstellung, die nach einer Reizung durch Berührung abermals eingenommen wird.

11. Juli: 9 h. Vorm. Blättchen in Tagstellung; 2 h. Nachm. Nachtstellung. 4 h. Nachm. Gelenk I reizbar, ebenso bei dem inzwischen herangewachsenen Blatt 5.

12. Juli: 10 h. Vorm. ganze Pflanze an's Licht gebracht. Blatt 5 beginnt schon um 3 h. Nachm. zu ergrünen und beide Blätter bleiben bis Abends in Tagstellung.

30. Juli: Blatt 4, 5 und zahlreiche jüngere Blätter grün; reizbar.

Versuch 10.

Mimosa-Gipfel in's Dunkle am 13. Juli 1893. Am Licht: Haupttrieb mit sechs Blättern, zwei Seitentriebe mit im Ganzen sieben entfalteten Blättern. Im Dunkeln: Blatt 1 erwachsen,

2 fast erwachsen, 3 geht gerade aus der Knospenlage (Stiel I 18 mm, Stiel II 17 mm), 4 noch ganz klein (I = 5 mm, II = 5 mm).

30. Juli: Blatt 1, 2 abgefallen. 3 (Stiel I 63 mm, Stiel II 65 mm) erwachsenes, etiolirtes Blatt, dessen Gelenke I und III reizbar sind, doch fallen schon einzelne Fiederblättchen ab. 4, 5 sind herangewachsen.

Es wird nun über die Pflanze ein völlig undurchsichtiger Cylinder von Schwarzblech übergestülpt und unten mit seinem Rande in den Sand eingedrückt, um noch vollkommenere Finsterniss herzustellen. Bei der Beobachtung muss derselbe natürlich jeweils vorsichtig entfernt werden.

4. August. Blatt 3 ganz abgefallen. 4 um 9 h. Vorm. in Tagstellung, reizbar in I und III; Nachm. 4 h.: Nachtstellung der Blättchen.

5.—11. August: Anfangs nur beim Blatt 4, vom 10. August ab auch beim Blatt 5 in den Morgenstunden Oeffnung der Blättchen; um Mittagszeit schon wieder geschlossen. Auch Bewegungen der Blattstiele I und II werden notirt; sie verlaufen ganz so wie bei den folgenden ausführlich mitgetheilten Versuchen.

Versuch 11.

13. Juli: Gipfel in's Dunkle.

Am Licht: Sechs Blätter am Haupttrieb, ausserdem fünf erwachsene Blätter an zwei Seitentrieben.

Im Dunkeln: Blatt 1, 2 erwachsen; 3: I 40 mm, II 35 mm, also halb erwachsen; 4: I ca. 10 mm, II ca. 10 mm, noch in der Knospenlage.

19. Juli: Blatt 1, 2 im Abfallen begriffen, starr.

30. Juli: Blatt 1, 2 abgefallen. 3 zum Theil abgefallen, soweit vorhanden grün, aber gänzlich unbeweglich. 4 schön entfaltet. 5 beinahe ganz erwachsen. Ueber 5 seit zwei Tagen die Knospe der Pflanze abgeschnitten, ebenso die Achselsprosse von 1—5 entfernt. Schwarzblechcylinder wie in Versuch 10.

Lebensdauer der Blätter. Blatt 4 wird am 17. August in tadellosem Zustand abgeschnitten. 5 wird noch bis zum 19. August beobachtet, dann wurden die Versuche abgebrochen.

Grösse der Blätter:

	Stiel I	Stiel II	Blättchen breit	Blättchen lang
Blatt 4 . . .	63 mm	75 mm	3 mm	11 mm
Blatt 5 . . .	67 „	80 „	3 „	13 „

Reizbarkeit für Berührung.

Blatt 4 besass am 16. August im Gelenk I und den Gelenken III volle Reizbarkeit; zum ersten Mal war dieselbe am 30. Juli constatirt worden, ist also mindestens 18 Tage lang im Dunkeln erhalten geblieben, wahrscheinlich sehr viel länger, da anzunehmen ist, dass die Reizbarkeit des Gelenkes I schon etwa am 20. Juli begann. Bei Blatt 5 wurde für Gelenk I am 30. Juli, für Gelenk III am 3. August Reizbarkeit zum ersten Mal constatirt; beide waren am 19. August Mittags 12 h. noch vorzüglich erhalten.

Periodische Bewegung.

1. Die periodische Bewegung des Primärstieles des Blattes 5 ist in Taf. XVII, Fig. 1 in Form einer Kurve[1]) mitgetheilt, weil so die Beobachtungen am übersichtlichsten und kürzesten wiedergegeben werden können. Gemessen wurde der Winkel, den der Blattstiel mit dem nächst höheren Internodium bildet, also der kleinere Winkel. (Bert und Millardet dagegen haben den Complementwinkel gemessen. Will man also ihre Beobachtungen mit unseren vergleichen, so hat man nur die Winkelbezeichnungen in der Ordinate unserer Figur umzukehren, unten Null, oben 180 zu setzen.) — Die Beobachtungen sind indessen zu unregelmässig und öfter zu lange unterbrochen worden, als dass man in der Kurve ein wahres Bild der Bewegung des Blattstieles erblicken dürfte. Viel exacter sind die Aufnahmen in Fig. 5 für die letzten Tage, wo alle zwei Stunden eine Beobachtung gemacht wurde. Es ist dies also die Kurve eines Blattes, das an einem seit fünf Wochen im Dunkeln befindlichen Stengel entstanden ist, und das seit 14 Tagen solche Bewegungen schon ausgeführt hat.

1) Die ausgezogene Linie der Fig. 1.

2. Auf die Bewegungen der Secundärstiele wurde weni
geachtet, es kann deshalb auch keine zusammenhängende Lebe
geschichte derselben gegeben werden. Nur für die drei letz
Tage können wir für das Blatt 5 schätzungsweise den Winkel (
mittheilen, den die beiden äusseren Secundärfiedern miteinan
bilden, sowie den Winkel (w), den alle Secundärfiedern mit d
Primärstiel bilden. Besonders der letztere ist oft mit einer
wissen Willkür gewählt, erstens weil die Secundärfiedern
krümmt sind und zweitens, weil sie sich nicht alle gleich v
halten, doch lässt sich das nicht ändern, da die Beobachtu
und Notirung von allzuviel Detail nur ermüdet.

		W	w
17. August	10 h. 30 . . .	180°	—
	12 h.	150°	150°
	4 h.	120°	150°
	8 h.	90°	—
	10 h.	30°	—
	12 h.	0°	90°
18. August	2 h.	0°	90°
	4 h.	30°	—
	6 h.	120°	150°
	8 h.	130°	—
	10 h.	160°	150°
	12 h.	160°	—
	4 h.	100°	120°
	10 h.	60°	—
	12 h.	0°	100°
19. August	5 h.	45°	—
	8 h.	110°	150°
	12 h.	160°	—

3. Was schliesslich die periodische Bewegung der Blä
chen betrifft, so muss dieselbe auch etwas ausführlicher hier m
getheilt werden.

Blättchen in Blatt 4 und 5:

	noch geschlossen	geöffnet	noch geöffnet	wieder geschloss
1. August	—	9 h. V.	—	3 h. I
9. „	5 h. V.	9 h. V.	12 h. 35 N.	4 h. 40 I

	noch geschlossen	geöffnet	noch geöffnet	wieder geschlossen
10. August	4 h. V.	8 h. 30 V.	12 h. N.	4 h. N.
11. „	6 h. V.	8 h. 35 V.	3 h. N.	4 h. N.
12. „	5 h. 50 V.	9 h. V.	3 h. N.	7 h. N.

Genauere Angaben sind dann aus den alle zwei Stunden erfolgenden Beobachtungen vom 17.—19. August zu entnehmen.

Blättchen von Blatt 5:

Eröffnung beobachtet: nach 6 h. V. (18. August); zwischen 5 und 8 h. V. (19. August).

Schluss beobachtet: nach 2 h. N. (17. August); nach 12 h. N. (18. und 19. August).

Versuch 12.

Pflanze entgipfelt und entknospet. Das höchst stehende, noch ganz junge Blatt in eine kleine Dunkelkiste am 19. Juli eingeführt. Bis zum 29. Juli ist das Blatt herangewachsen, hat seine schön etiolirten Blättchen geöffnet; in den folgenden Tagen sind die Blätter jeden Morgen schön geöffnet und am Primärgelenk wie an den Blättchen auf Berührung sehr gut reizbar. Vom 1.—6. August war die Kiste mit schwarzem Sammettuch und darüber mit einem Pappkasten bedeckt; sie war in lichtdichter Verbindung mit einer photographischen Camera, in welcher vom 6. August, Nachm. $3^1/_2$ h. bis zum 7. August, Abends 9 h. eine photographische Momentplatte exponirt war. Wie zu erwarten, war die Dunkelheit in der Kiste eine so vollständige, dass auch nicht die geringste Spur einer Lichtwirkung auf der Platte erzielt werden konnte. Das Blatt aber blieb vollkommen reizbar. Leider traten in den periodischen Bewegungen des Blattes Störungen ein, die aller Wahrscheinlichkeit nach durch eine sehr starke Einknickung des Stengels an der Einführungsstelle bedingt waren. Das Blatt bleibt noch in der Kiste bis zum 14. August und büsst seine Reizbarkeit nicht ein. Es ist ein ausserordentlich grosses und in jeder Beziehung normal gestaltetes Blatt, das aber vollkommen gelbe Blättchen trägt. Eine genauere Messung ergiebt, dass es bedeutend grösser ist, als das nächst untere grüne Blatt.

	Stiel I	Stiele II	Blättch[en] lang
	cm	cm	mm
Blatt im Dunkeln . .	8,5	7,5, 9,5, 9,0, 8,0	19
„ am Licht . .	5,2	5,0, 6,5, 6,7, 5,5	16

Versuch 13.

Parallelversuch zu 12. Das in einen Pappkasten eingefüh[rte] Blatt 1 ist grün und entfaltet; die Endknospe aber bleibt [er]halten. Beginn 20. Juli. Am 29. Juli ist Blatt 1 vollkomm[en] abgestorben, das Blatt 2 stark herangewachsen, es öffnet [am] 1. August Vorm. zum ersten Mal seine Foliola. So auch [an] den folgenden Tagen Vormittags — Nachmittags und Nac[hts] geschlossen. — Das Blatt hat aber bei Weitem geringere Dim[en]sionen erreicht als das in Versuch 12. — 7. August; Blatt [2] 8 h. 30 geschlossen, 10 h. geöffnet, 12 h. fast ganz geschloss[en], 2 h. völlig geschlossen, 5 h., 10 h. ebenso. — 8. August, 9 h. Vorm. noch geschlossen, 10 h. geöffnet, 3/41 h. wieder geschloss[en]. — Das Blatt hat also eine ganz regelmässige Periodicität, [bei] der aber bemerkenswerth ist, dass das Erwachen sehr spät, d[as] Schlafen sehr früh eintritt. Dabei ist der Pappkasten bei Weit[em] nicht so lichtdicht, wie die sonst verwendeten Kisten, an d[er] Einführungsstelle dringt mit dem Auge wahrnehmbares Licht e[in]. Wenn also von aussen eindringendes Licht die Ursache der Ta[g]stellung wäre, so sollte man glauben, dass dieselbe hier früh[er] eintreten müsste. Ausserdem scheint Nachmittags gelegentli[ch] die Sonne direct auf den Kasten, so dass die Beleuchtung [im] Innern sicherlich heller sein muss, trotzdem erfolgt die Nac[ht]stellung schon etwa um Mittag. Am 9. August, Vorm. [ist] auch Blatt 3 geöffnet. Nachmittags 4 h., als beide Blätter wie[der] vollkommen geschlossen waren, wird der Deckel des Pappkast[ens] geöffnet, so dass diffuses Tageslicht 1½ Stunden lang das Inn[ere] erleuchtet. Beide Blätter bleiben geschlossen und zeig[en] am nächsten Tage die alte Periodicität. 6 h. beide geschloss[en], 9 h. etwas geöffnet; 12 h. im Begriff in Schlafstellung zu geh[en], 3 h., 7 h., 10 h. schlafend.

11. August 8 h. beide geschlossen. 10 h. beide weit [ge]öffnet; 11 h. Blatt 2 noch geöffnet, 3 schon geschlossen; [...]

beide geschlossen. An diesem und an den folgenden Tagen wird nun eine Unregelmässigkeit insofern bemerkt, als an Blatt 2 am Spätnachmittag ein zweites Oeffnen der Blättchen erfolgt.

12. August, Abends 7 h. beide Blätter in Nachtstellung. 10 h. bis — 11 h. 40 wird an die geöffnete Thür des Kastens eine brennende Stearinkerze gestellt; die Blättchen machen keinerlei Oeffnungsbewegung. 14. August, Vorm. 9 h. beide Blätter geschlossen. 9 h. 30 Thüre des Dunkelkastens geöffnet. 10 h. 15 beide Blätter noch geschlossen. 10 h. 35 Blatt 3 schwach geöffnet. 10 h. 50 2 etwas, 3 stark geöffnet. 11 h. Deckel der Kiste geschlossen. 12 h. beide Blätter geschlossen; 3 h. ebenso. Die Beleuchtung hat also gar keinen Einfluss gehabt!

Auch der Primärblattstiel macht Bewegungen, wenn auch nicht sehr auffallend:

10. August	6 h. Vorm.	0°
	9 h. „	20°
	7 h. Abends	20°
	10 h. „	5°
11. August	8 h. Vorm.	0°
	10 h. „	20°
	1 h. Nachm.	10°
	9 h. „	10°

Am 15. August kommt die Pflanze in ein Kalthaus im Garten, mit dem Gipfel in die grosse Dunkelkiste ragend; Blatt 2—4 entfaltet. Das Wetter bisher kühl und regnerisch, wird gegen Ende August auf acht Tage heiss und hell. Bei der Rückkehr von einer Reise finde ich am 3. September am Licht nur noch $2^1/_2$ grüne, reizbare Blätter, im Dunkeln sind 2—4 abgefallen, 5 in Entfaltung begriffen, Foliola noch geschlossen, in I reizbar. Am 12. September Versuch abgebrochen. Bei dem schlechten Wetter hat keine Weiterentwickelung stattgefunden.

Versuch 14.

21. Juli. Spitze der Mimosa im Dunkeln, Basis mit fünf Blättern am Licht. Im Dunkeln: ein halb erwachsenes Blatt (1) und die intacte Knospe. Am 23. Juli ist der Stiel I dieses Blattes noch reizbar und die Blättchen etwas geöffnet. Am

24. Juli aber ist die Reizbarkeit erloschen und am 26. Juli ist das Blatt abgefallen, Blatt 2 ist stark in Entfaltung begriffen, entfaltet am 1. August zum ersten Mal seine Blättchen. Am 6. August auch Blatt 3 zum ersten Mal geöffnet. Regelmässige periodische Bewegungen und Reizbarkeit an Blatt 2 und 3 bis zum 11. August constatirt. Der Gipfel war inzwischen entfernt worden und die beiden Blätter hatten sich sehr schön gross entwickelt. Am 12. August wie bei Versuch 13, Nachmittags: Oeffnungsbewegung. 15. August, Vorm. beide Blätter sehr schön geöffnet und reizbar.

Während meiner Abwesenheit von Strassburg wird die Pflanze in der grossen Dunkelkiste im Gewächshaus weiter kultivirt (cfr. 13). Am 4. September sind die Blätter 2 und 3 noch immer am Leben, sie haben Morgens ihr Blättchen ausgebreitet und sind in I und III reizbar. Zahlreiche Blättchen sind allerdings schon abgefallen, was mit dem schlechten Zustande der am Licht befindlichen Blätter zusammenhängen mag. Von diesen sind nämlich nur noch zwei am Leben und reizbar.

Die Temperatur ist Anfang September sehr niedrig, das Wetter dauernd schlecht. Am 12. September sind nur noch ganz wenige Blättchen an Blatt 2 und 3 vorhanden; gar keine Reizbarkeit mehr. Versuch abgebrochen. Blätter am Licht sehr schlecht.

Versuch 15.

Blatt einer Mimosa, das sich ganz im Dunkeln entwickelt.

21. Juli: Spitze einer Mimosa in's Dunkle eingeführt; am Licht sechs Blätter. Im Dunkeln: Blatt 1 halb erwachsen, wird mit Achselknospe entfernt; Blatt 2 noch in Knospenlage, wird entfernt, seine Achselknospe aber treibt aus; Gipfel über 2 abgeschnitten. Bis zum 6. August ist die Knospe in der Achsel von Blatt 2 stark herangewachsen, ein Blatt an ihr deutlich zu erkennen (= Blatt 3); sie wird entgipfelt. Am 13. August ist Blatt 3 so gross, dass zum ersten Mal seine Blättchen sich öffnen. Bis zum Anfang September Behandlung wie Versuch 13. Am Licht sind noch vier Blätter am Leben geblieben; am 4. September das Blatt 3 im Dunkeln prachtvoll entfaltet und gut

reizbar. Bis zum 11. September kühles und trübes Wetter. Vom 11. September an kalte Nächte, aber schöne sonnige Tage.

Am 12. September, Vorm. 11 h. Blättchen ausgebreitet, Nachm. 5 h. halb geschlossen, 7 und 10 h. geschlossen; 13. September, Vorm. 9 h. halb geöffnet, Mittags geöffnet; Nacht sehr kühl; 14. September Morgens allgemeine Kältestarre. Versuch abgebrochen.

	Haupt-blattstiel mm	Secundäre Blattstiele mm	Blättchen lang mm	Blättchen breit mm
Höchstes Blatt am Licht	55	52, 57, 56, 48	12—14	3,0—3,5
Blatt im Dunkel . . .	75	65, 80, 79, 65	15—17	4,0—4,5

Versuch 16.

21. Juli: Spitze einer Mimosa mit der Knospe und einem halb erwachsenen Blatt 1 in die Dunkelkiste eingeführt.

23. Juli: Blatt 1 hat sich weiter entwickelt, doch haben die Blättchen unregelmässige Stellungen, sind noch reizbar; am 24. Juli haben sie die Reizbarkeit verloren, am 26. Juli fällt das Blatt ab. Das Blatt 2 öffnet sich am 2. August zum ersten Mal, 3 am 7. August; es entwickeln sich noch 4, 5 bis zum 15. August.

Uebliche Periodicität der Blättchen und auch Stiele I.

Z. B. Blatt 2 am 10. August	6 h.	Vorm.:	40°
(Stiel I)	9 h.	„	55°
	12 h.	„	60°
	3 h.	Nachm.:	63°
	10 h. 30	„	55°

Vom 12. August ab macht Blatt 2 unregelmässigere Bewegungen und verliert seine Reizbarkeit. Am 14. August ist in Blatt 3—5 noch das Gelenk I und die Blättchen, soweit sie sich überhaupt geöffnet haben, reizbar. Behandlung bis Anfang September siehe sub 13. Am 4. September Blatt 2—5 abgefallen, ein weiteres Blatt 6 fast ganz entfaltet und im Gelenk I gut reizbar, das nächste in Entwickelung begriffen. Bis zum 11. September bei andauernd kaltem, trübem Wetter keine Weiterentwickelung. Blätter am Licht sehr schlecht. Versuch abgebrochen.

b) Versuche mit einzelnen verdunkelten grünen Blättern ei im übrigen beleuchteten Mimosa (17—22).

Versuch 17.

6. August 1893: Zwei ausgewachsene grüne Blätter 1 un einer völlig entknospten und entgipfelten Mimosa werden in Dunkelkiste eingeführt, werden aber nicht noch mit einem sonderen dunkeln Cylinder überdeckt.

Reizbarkeit.

Am 19. August Vorm., also nach 13tägiger Verdunkelu sind sowohl die Primärstiele, als auch die Foliola noch reizb An dem jüngeren Blatt hat allerdings ein Secundärstrahl etw gelitten, einige seiner Fiedern sind vergilbt und abgefallen; noch vorhandenen aber sind reizbar.

Die periodische Bewegung der Stiele I ist dur Taf. XVII, Fig. 4 vom 9.—13. August und durch Fig. 6 vo 17.—19. August dargestellt.

Bewegung der Foliola:

		noch geschlossen	geöffnet	noch geöffnet	geschlossen
9. August		5 h. V.	9 h. V.	—	11 h. 45
10. „		4 h. V.	8 h. 30 V.	10 h. 30 V.	12 h. 15
11. „	1	—	6 h. V.	4 h. N.	5 h. N.
	2	6 h. V.	8 h. 35 V.	4 h. N.	5 h. N.
12. „	1	5 h. 50 V.	9 h. V.	3 h. N.	7 h. N.
	2	5 h. 50 V.	9 h. V.	—	12 h. N.
13. „	1	—	9 h. V.	6 h. N.	nach 6 h. N.
	2	—	9 h. V.	—	12 h. N.

Winkel (geschätzt), den die Foliola miteinander bilden[1]):

		1	2
17. August	10 h. V.	120°	90°
	12 h. N. . . .	30—50°	0—20°
	6 h. „	30°	0—20°
	8 h. „	0°	0°

1) Auszug aus dem Protocoll über Beobachtungen, die alle zwei Stun auch die Nacht vom 17. zum 18. August hindurch fortgesetzt wurden.

			1	2
18. August	6 h. V.	. . . .	0°	0°
	8 h. „	. . . .	120°	10°
	10 h. „	. . . .	150°	90°
	12 h. N.	. . . .	60°	20°
	2 h. „	. . . .	90°	20°
	6 h. „	. . . .	90°	20°
	8 h. „	. . . .	0°	0°
	—	. . . .	—	—
19. August	5 h. V.	. . . .	0°	0°
	8 h. „	. . . .	100°	90°
	12 h. N.	. . . .	100°	90°

Winkel (W) zwischen den äussersten Secundärfiedern:

			1	2
17. August	10 h. V.	. . . .	160°	160°
	2 h. N.	. . . .	180°	150°
	8 h. „	. . . .	120°	120°
	10 h. „	. . . .	90°	90°
18. August	12 h. V.	. . . .	80°	20°
	2 h. „	. . . .	45°	30°
	4 h. „	. . . .	70°	50°
	6 h. „	. . . .	110°	90°
	10 h. „	. . . .	150°	120°
	12 h. N.	. . . .	170°	170°
	8 h. „	. . . .	120°	120°
	10 h. „	. . . .	90°	80°
19. August	12 h. V.	. . . .	90°	60°
	—	. . . .	—	—
	5 h. V.	. . . .	40°	80°
	8 h. „	. . . .	100°	100°

Versuch 18: Im Warmhaus.

4. October 1893: Unverzweigte, kräftige Mimosa ganz entknospet und entgipfelt. In die kleine Dunkelkiste vier Blätter eingeführt, von denen aber am 6. Oktober zwei entfernt werden.

10. October ½10 h. Vorm.: Beide Blätter ausgebreitet, reizbar. Nachmittags geschlossen.

12. October: Beide Blätter Vorm. geöffnet, noch ganz g
aber nur schwach reizbar.

13. October: Das ältere Blatt 1 nicht mehr reizbar,
Blättchen fallen ab. Das jüngere (2) reizbar.

14. October: Blatt 2 Vorm. Lichtstellung, 12 h. Nac
Nachtstellung.

16. October: Blatt 2 Vorm. noch immer in Lichtstell
und gut reizbar.

17. October: Blatt 2 ebenfalls starr. — Ausserhalb
Kiste sind allmählich alle Blätter zu Grnnde gegangen, nur n
eins ist erhalten. Es kann also wohl sein, dass die schlech
äusseren Umstände das Absterben von 1 und 2 beschleunigt hab

Versuch 19.

Genau derselbe Versuch, am selben Ort, zur gleichen Z
Vom 4. October an. — 11. October Vorm.: Beide Blätter
öffnet, älteres schlecht, junges gut reizbar. 12. October: Bla
ganz starr, gelb, Fiedern fallen ab. 19. October: Blatt 2 n
grün; Morgens in Tagstellung und ganz gut reizbar.

Versuch 20.

30. Juli Vorm.: Ein erwachsenes Blatt einer knospenlo
Mimosa im Dunkeln; vier Blätter am Licht.

6. August 9 h. Vorm.: Blättchen geöffnet, ebenso wie Sti
reizbar. $11^{1}/_{2}$ h. Vorm. ebenso. 9 h. Abends normale Nachtstellu

7. August: $8^{1}/_{2}$ und 10 h. Vorm. Tagstellung. 2 h. Nac
Foliola fangen an sich zu schliessen. 8 h. Abends noch imr
etwas geöffnet, schliessen sich aber auf Reiz und bleiben d
geschlossen (10 h.).

8. August Vorm.: Blättchen ausgebreitet; 5 h. Nachm. st
zusammenneigend bis auf die an einem Stiel II befindlichen,
noch ausgebreitet und nicht mehr reizbar sind.

9. August (11ter Tag): Morgens Blättchen ganz klar a
gebreitet aber ziemlich viele vergilbt. Nachts wirre Stellung

10. August: Vorm. normale Tagstellung. Nachm. gr
Unregelmässigkeit; viele gelbe Fiederblättchen; Stiel I n
reizbar. — 12. August: Alles starr, Blättchen auf Berühr
oder schon so abfallend.

Versuch 21: Derselbe Versuch wie 20. —

Beginn des Versuches 6. August, 11 h. Vorm., neun Blätter am Licht. Am 10. August zeigt das im Dunkeln befindliche Blatt noch regelmässige Tagstellung Morgens, Nachtstellung von Mittag ab. Am 11. August einzelne Fiedern, Nachm. zum zweiten Mal geöffnet, Abends wieder geschlossen; diese haben die Reizbarkeit verloren. Aehnlich am 12. August.

In den folgenden Tagen unregelmässig. Am 15. August Vorm. ist I noch reizbar und auch einzelne Blättchen noch, Nachm. ist die Reizbarkeit bei den Blättchen vollkommen erloschen, viele fallen ab. — Versuch beendet.

Versuch 22.

Eine kleine Pflanze einer Mimosa wird am 10. August vollständig entknospet, ihr ältestes nur zweigliedriges Blatt kommt mit dem Blumentopf in eine dunkle Kiste, die Spitze mit vier Blättern ragt in das Licht. Schon am 12. August Abends geht das Dunkelblatt nicht mehr in Schlafstellung, es ist aber am 14. August Abends 9 h. noch gut reizbar, und verliert erst am 15. August am Abend seine Reizbarkeit. Auch fallen zu dieser Zeit schon einzelne Blättchen ab.

Versuch 22a.

6. October: Das jüngste erwachsene Blatt einer normalen am Licht befindlichen, nicht entknospeten Mimosa allein in den dunkeln Pappkasten eingeführt.

13. October: Vorm. 9 h. geöffnet, nicht reizbar. Geht aber noch in Schlafstellung. 14. October: Vorm. Tagstellung, Nachm. die Hälfte Nachtstellung, die anderen gelb, fallen ab.

15. October: Blättchen fallen ab.

16. October: Das ganze Blatt ist abgefallen.

Die äusseren Umstände waren in diesem Versuch, wie auch in anderen, zur gleichen Jahreszeit angestellten, recht ungünstig.

c) *Die ganze Mimosa verdunkelt* (23—26).

Versuch 23.

6. August Vorm. wird eine Mimosa mit acht erwachsenen Blättern (1—8) in die Dunkelkiste gebracht.

8. August Vorm.: Blatt 1—3: Foliola vergilbt, abfall
4—8 noch grün aber wenig reizbar. Am 10. August ist
Reizbarkeit an der ganzen Pflanze erloschen, am 14. August
alle Blätter abgefallen. Die Bewegungen der Stiele I sin
Fig. 2 und 3 graphisch aufgezeichnet. Ueber die Bewegungen
Blättchen orientirt folgende Tabelle:

8. August: 6 h. N. Blatt 4—6 halb geschlossen; 7—8 geschlossen; 11
4—8 geschlossen.
9. August: 5 h. V. „ 4—7 beginnen sich zu öffnen, 8 geschlossen.
9 h. V. „ 4—6 ausgebreitet, 7—8 in Ausbreitung beg
5 h. N. „ 4—7 halb geschlossen, 8 geschlossen.
9 u. 12 h. N. Alles geschlossen.
10. August: 4 h. V. Blatt 4—7 in Eröffnung begriffen.
8 h. 30 V. „ 4—7 geöffnet, 8 noch geschlossen.
12 h. 15 N. „ 4—6 ganz ausgebreitet, 7 halb offen, 8 geschl
4 h. N. „ 4—6 noch geöffnet, 7, 8 geschlossen.
11 h. N. Alles geschlossen.
11. August: 6 h. V. Blatt 4—6 geöffnet, 7, 8 wenig geöffnet.
8 h. V. Weiter ausgebreitet.
4 h. N. Alle ausgebreitet.
11 h. 45 N. Blatt 4, 5 nicht geschlossen, andere geschlossen.
12. August: 6 h. V. „ 4—7 normale Tagstellung, 8 geschlossen.
12 h. 15 N. „ 4—6 „ „ 7, 8 halb offen.
3 h. N. „ 4—7 „ „ 8 fast ganz geschlo
7 h. N. „ 4—7 „ „ 8 geschlossen.
11 h. 30 N. „ 4, 5 Blättchen und Secundärfiedern fallen ab,
öffnet, starr, 8 geschlossen.
13. August: 9 h. V. „ 6—8 Tagstellung, 6 h. N. 6 offen, 7, 8 halb
schlossen.
14. August: Alle Blätter abgefallen.

Versuch 24.

6. August: Mimosa in die Dunkelkiste gebracht, ganz
knospet; die Pflanze war schon lange im Zimmer kultivirt word

7. August Vorm.: Foliola der drei höchsten Blätter
schlossen, sie öffnen sich den ganzen Tag über nicht; Foliola
unteren (älteren) Blätter geöffnet, gehen Nachm. in Nachtstell
und haben dieselbe um 8 h. Abends erreicht.

8. August Vorm. 10 h.: Blatt 1 bis 5 völlig geöffnet, 6 h
offen, 4 h. Nachm. nur noch an 1, 2 sind die Blättchen geöff
an den anderen geschlossen. 9 h. alles in Nachtstellung.

9. August 8h. Vorm.: Blatt 1 bis 5 Foliola plan, 6 schwach geöffnet. 12h. 6 ganz geschlossen, 1 ganz offen, 2 bis 5 Zwischenstadien. 9h. Abends 1, 2 noch immer nicht ganz geschlossen. $^1/_2$12h. alles in Nachtstellung.

10. August Vorm. 6h.: Blatt 6 ganz geschlossen, 1—5 halb bis ganz geöffnet. 9h. alle Blättchen geöffnet, jedoch bei 6 nur auf ca. 90°. 6 gut reizbar, 5 nur noch im Gelenk I reizbar. 1—4 gar nicht mehr reizbar. 12h. Blättchen von 6 ganz in Schlafstellung. 3h. 5 ebenso; die anderen gehen an diesem Tag nicht mehr in Schlafstellung ($^3/_4$11h.).

11. August Vorm. 8h.: alle Blättchen plan ausgebreitet. Ganze Pflanze hat die Reizbarkeit verloren, nur das oberste Blatt 6 noch etwas reizbar, dieses schliesst seine Foliola zwischen 1 und 3h. Nachm., 5 nur noch zum Theil, die anderen nicht.

12.—13. August: Das oberste Blatt setzt seine periodischen Bewegungen noch fort, es öffnet sich aber später am Tage und schliesst sich später, hat aber seine Reizbarkeit ganz verloren.

14. August 9h. Vorm.: Blatt 1 bis 5 ausgebreitet, lassen auf Berührung Foliola fallen, vielfach fallen auch Stiele I ab. Gegen Abend öffnet 6 erst seine Blättchen.

15. August: 6 hat die Blättchen plan ausgebreitet, dieselben fallen Abends theils von selbst, theils bei schwacher Berührung ab.

Versuch 25.

6. August: Mimosa in die Dunkelkiste gebracht, nicht entknospet.

7. August Vorm. 8 und 10h.: Basale Blätter mit weit geöffneten Blättchen. Zwei oberste Blätter mit geschlossenen Blättchen. Nachm. 2h. alles unverändert, doch beginnen die basalen Blätter schon ihre Foliola zu schliessen; um 8h. Abends ist das geschehen.

8. August 10h. Vorm.: Blättchen an 1 bis 3 ganz geöffnet, an den oberen nur schwach. An letzteren um 2h. ganz geschlossen, an ersteren zwischen 5 und 9h. Abends.

9. August 8h. Vorm.: Alles plan; nur die zwei obersten schwächer geöffnet. 12h. oberstes wieder ganz geschlossen;

$5^1/_2$ h. zweithöchsten fast ganz geschlossen. Alle anderen keine Nachtstellung mehr.

10. August: 6 h. oberstes noch schlafend, andere in Tagstellung. 9 h. allgemein nur ganz geringe Reizbarkeit; nur noch die Blättchen des obersten Blattes reizbar. 3 h. oberstes Blatt geschlossen, andere erreichen die vollkommene Nachtstellung nicht, doch zeigen sie noch deutliche Schliessbewegung.

11. August: Oberstes Blatt öffnet sich gegen 10 h., schliesst sich gegen 3 h.; es öffnete bisher die Blättchen stets nur auf ca. 90°. Die anderen sind ganz starr und fallen auf Berührung zum Theil ab. Oberstes noch etwas reizbar.

12. August: Oberstes Blatt gegen 10 h. geöffnet, $^1/_2$5 h. noch nicht ganz geschlossen, wohl aber um 8 h.

13. August: Oberstes Blatt erst nach 12 h. geöffnet, starr, 11 h. Abends noch geöffnet.

14. August Vorm.: Oberstes Blatt noch geöffnet. Die unteren Blätter auf Berührung abfallend. 12 h. oberstes Blatt von selbst abgefallen.

Versuch 26.

Mimosa mit sieben erwachsenen Blättern und einem in Entfaltung begriffenen am 9. August, 10 h. Vorm. in einen Dunkelkasten gebracht, der seinerseits wieder in einem dunklen Schrank steht. Beobachtet wird der Winkel, den der Stiel I von Blatt 4 und 7 mit dem Stamm bildet, sowie der Winkel, den die Foliola von Blatt 1—7 miteinander bilden; der erstere gemessen, der letztere geschätzt.

Zeit	Winkel zwischen den Foliola							Winkel mit I		Bemerkungen
	Blätter							Blätter		
	1	2	3	4	5	6	7	4	7	
9. August										
12 h.	0	0	0	0	0	0	0	65	55	
2 h.	180	180	180	90	90	0	0	80	42	
$5^1/_2$ h.	45	45	45	45	45	0	0	87	47	
9 h.	0	0	0	0	0	0	0	125	42	
$11^1/_2$ h.	0	0	0	0	0	0	0	130	23	

Zeit	Winkel zwischen den Foliola							Winkel mit I		Bemerkungen
	Blätter							Blätter		
	1	2	3	4	5	6	7	4	7	
10. August										
6 h.	90	90	90	90	90	45	45	50	50	
9 h.	135	135	135	135	135	45	45	80	40	Alle Gelenke I und III noch reizbar.
12 h.	180	180	180	180	90	45	0	80	40	
3 h.	90	90	90	90	90	0	0	72	47	
7 h.	135	135	135	135	135	0	0	72	40	
10 h.	135	135	135	135	135	0	0	92	47	
11. August										
8 h.	180	180	150	150	135	60	10	60	40	Alle Gelenke I gut reizbar; Foliola sehr schwach.
10 h.	180	180	150	150	150	60	45	80	10	
11½ h.	—	—	—	—	—	90	30	95	30	
1 h.	180	180	180	180	180	90	0	105	50	
3 h.	—	—	—	—	—	—	—	105	10	
7 h.	—	—	—	—	—	—	—	100	50	Blatt 1—5 nicht mehr in I reizbar; 3—5 noch eine Spur in den Foliolis reizbar; 6, 7 noch reizbar in I.
11 h.	180	180	180	180	180	90	0	105	0	
12. August										
9 h.	180	180	180	180	180	150	30	110	20	Gar keine Reizbarkeit mehr.
4½ h.	180	180	180	180	180	180	0—90	110	40	
8 h.	—	—	—	—	—	—	0*)	—	—	*) Einzelne Blättchen 180°.
10 h.	—	—	—	—	—	90	0	110	40	
12 h.	180	180	180	180	180	90	0	110	60	
13. August										
9 h.	180	180	180	180	180	90	10	110	82	
11 h.	—	—	—	—	—	—	30	120	80	
2½ h.	180	180	180	180	180	180	180	120	80	
7½ h.	—	—	—	—	—	—	45	—	—	
11 h.	—	—	—	—	—	—	0—45	120	80	
14. August										
10 h.	abfallend						0—45	—	70	Blatt 8 unentfaltet abgefallen.
12 h.	—	—	—	—	—	—	60	—	—	
8 h.	—	—	—	—	—	—	90	—	70	
15. August	—	—	—	—	—	—	abgefallen	—	—	

IV. Versuche mit Acacia lophanta.

Versuch 27.

Acacia lophanta. Pflanze seit einigen Tagen im Laboratorium. Am Haupttriebe sechs grosse, gute Blätter; an Seitentrieben einige kleine Blättchen. Am 15. Juni wird die Spitze der Pflanze in die kleine Dunkelkiste eingeführt; an ihr befindet sich Blatt 7, das ca. 50 mm lang ist und sechs noch unentfaltete Fiederpaare besitzt sowie Blatt 8, das nur 17 mm misst.

25. Juni: Blatt 7 Vorm. Foliola geöffnet, Nachm. geschlossen. So auch in den folgenden Tagen.

1. Juli: Blatt 7, 8 stark gewachsen, 9 in Entfaltung; 8 seit zwei Tagen Foliola öffnend, vollkommen etiolirt, 7 mit etwas grünlicher Färbung. Entgipfelt, entknospet.

4. Juli: Blatt 7 wird ebenfalls entfernt, weil es nicht ganz normal ist, es verbleiben also an dem knospenlosen Ende im Dunkeln nur Blatt 8 und 9. Regelmässig an Blatt 8 in den folgenden Tagen Morgens Oeffnung, Nachmittags Schliessen der Foliola beobachtet.

17. Juli: Die Kiste wird nun so lichtdicht als möglich gemacht und fünf Tage lang überhaupt nicht geöffnet.

21. Juli: Abends Blättchen an Blatt 8 und 9 geschlossen.

22. Juli: Vorm. 10 h. Blättchen an Blatt 8 u. 9 geöffnet.
Nachm. 4 h. Blättchen an Blatt 8 u. 9 geschlossen.
Ebenso 6 und 10 h.

23. Juli: 8 h. Vorm. beide geöffnet, 11 h. ebenso, 2 h. Blatt 8 schon fast geschlossen, 9 noch geöffnet, 4 h. beide in Schlafstellung. 1/2 11 h. Nachts Deckel der Kiste entfernt und in etwa 1,2 m Entfernung ein Nachtlicht angezündet, das das Innere der Kiste so stark erhellt, dass die Blätter sehr gut sichtbar sind. Nach 3 1/2 Stunden keinerlei Oeffnungsbewegungen.

24. Juli: Normale periodische Bewegung. Ebenso am 25. Juli, doch fällt es auf, dass die Blätter erst später am Nachmittag sich schliessen.

In der Nacht vom 25. auf 26. Juli wurde die Pflanze mit zwei Auerbrennern beleuchtet; es trat an den etiolirten Blättern erst nach 1—1 1/2 Stunden eine Oeffnungsbewegung ein, obwohl

die beiden Brenner ganz dicht an der Pflanze standen, nur durch ein 5 cm dickes Kühlgefäss von ihr getrennt waren. Die grünen Blätter haben sich inzwischen nicht verändert. — Leider wurde beim Wiedereinbringen in die Dunkelkiste die Einkittungsstelle des Stengels sehr stark zerquetscht, und sind vielleicht deshalb die periodischen Bewegungen in der Folge unregelmässig geworden und haben schliesslich ganz aufgehört; die Blättchen blieben in der Tagstellung ausgebreitet. Am 8. August, bei Abbruch des Versuches, hatten die Blätter 8 und 9 folgende Dimensionen erreicht.

Blatt 8: Stiel I: 11 cm;
Stiele II (auf der einen Seite gemessen von unten nach oben) 3, 5,5, 6, 6, 5,5, 5 cm;
Blättchen 6—7 mm lang, 1,5—2 mm breit.

Blatt 9: Stiel I: 13 cm;
Stiele II: 3,5, 5, 6, 6, 5,5, 5,5, 4,5 cm;
Blättchen bis 8 mm lang, bis 2 mm breit.

Ausserhalb der Dunkelkiste:

Blatt 6: I = 6 cm; II = 4,5, 6, 6,5 cm;
Blättchen 5 mm breit, 13 mm lang.

Blatt 7: I = 8 cm; II = 4,5, 6, 6,5, 7 cm;
Blättchen 4 mm breit, 10 mm lang.

Versuch 28.

Am 8. August wird das höchste, ganz erwachsene Blatt einer entgipfelten und entknospeten Acacia lophanta in eine Dunkelkiste eingeführt.

Am 9. August, Vorm. sind seine Blättchen ausgebreitet, von 12 h. ab dagegen wieder in Nachtstellung. Am 10. August 9 h. Blättchen zur Hälfte geöffnet, 12 h. ebenso, von 3 h. ab geschlossen. 11. August, Vorm. 8 h. ausgebreitet, den ganzen Tag geöffnet, auch Abends und am 12., 13., 14., 15. August stets ausgebreitet, starr.

Versuch 29.

Acacia lophanta entgipfelt, entknospet; sechs erwachsene Blätter am Licht, das siebente, höchste, ganz erwachsene, in die Dunkelkiste am 21. Juli eingeführt.

23., 24. Juli, Vorm. sind die Blättchen im Dunkeln oder weniger in Tagstellung, Nachm. zwischen 3 und 5 h. schli sie sich. In den folgenden Tagen bleibt Alles ähnlich, nu folgt das Schliessen erst später am Abend.

2. August, Vorm. Foliola geöffnet, Abends $10^1/_2$ h. nur Theil geschlossen.

3. August, Vorm. 8 h. geöffnet, Abends 10 h. gan öffnet, starr.

Versuch 30.

Acacia lophanta mit sieben erwachsenen Blättern 21. Juli ganz in's Dunkle.

23. Juli, 8 h. Vorm.: Alle Foliola ausgebreitet. 5 h. Nac Foliola gehen in Schlafstellung und haben dieselbe an den hö stehenden Blättern schon erreicht. $10^1/_2$ h. Abends: Zwei jü Blätter haben Foliola ganz geschlossen, bei den älteren sin nur halb geschlossen.

24. Juli: Wie am Tage zuvor. 25. Juli, Vorm.: Blättchen ausgebreitet; Abends 10 h.: auch die jungen Bl schliessen die Foliola nicht mehr ganz. 26. Juli, Abends: Blättchen ausgebreitet. 29. Juli: Die unteren Blätter s stark vergilbt. Pflanze Vorm. an das Licht zurück, scho demselben Abend geht das oberste ganz, das nächste hal Schlafstellung. Diese beiden Blätter erholen sich wieder die anderen gehen zu Grunde.

Versuch 31.

Am 8. August wird eine Acacia lophanta in einen dun Pappkasten gebracht.

9. August, Vorm. 8 h.: Alle Foliola schön ausgebre Nachm. gehen erst die jungen, dann die älteren Blätte Schlafstellung.

10. August: Die älteren Blätter erreichen am Abend Nachtstellung nicht ganz, die zwei obersten schon zwischen 3 7 h. Nachm. 11. August: Wie am 10. August. 12. Aug Vorm. 9 h. wiederum alle Foliola plan ausgebreitet, auch höchste Blatt schliesst seine Blättchen nicht mehr ganz ständig. 15. August: Starre an allen Blättern.

B. Allgemeiner Theil.

Die Ergebnisse der Versuche.

I. Einleitende Versuche mit Phaseolus.

Wenn wir hier beabsichtigen, die Störungen, die das Blatt im kohlensäurefreien Raum nach den Angaben Vöchting's erfährt, mit den im Dunkeln auftretenden Erscheinungen zu vergleichen, so werden wir gut thun, zweierlei zu trennen; erstens die Ausgestaltung, zweitens die Lebensdauer des Blattes.

Ueber den ersten Punkt bringt Vöchting's Arbeit einige Daten, die vollkommen zur Bildung eines bestimmten Urtheils ausreichen. Er hat gezeigt, dass die etiolirten Blätter der Kartoffel viel kleiner bleiben als die im kohlensäurefreien Raum am Licht gebildeten, dass also die im Dunkeln erzielte Gestaltung durchaus nicht nur auf der Unterdrückung der Assimilationsthätigkeit beruht. Diesen Satz hatte übrigens Godlewski schon im Jahre 1873 (1) und 1879 (2) auf Grund von Versuchen mit Raphanus im Dunkeln und im kohlensäurefreien Raum ausgesprochen. Dass nun die Blätter im kohlensäurefreien Raum nicht ihre normale Grösse und Gestalt erreichen, erscheint aber eigentlich viel weniger auffallend, als die überraschende Thatsache, dass sie daselbst so rapid zerstört werden, zu Grunde gehen. Wie verhalten sie sich in dieser Beziehung in der Dunkelheit? Diese Frage scheint noch wenig untersucht worden zu sein. Aus neuerer Zeit liegt eine Arbeit von Busch (1) über diesen Gegenstand vor, in welcher über Verdunkelungsversuche an ganzen Sprossen, einzelnen Blättern und Theilen von Blättern berichtet wird. In allen Fällen ergab sich ein Absterben der verdunkelten Theile, bald in kurzer, bald in längerer Zeit, in keinem einzigen Fall erfolgte die Zerstörung so rasch wie in den Vöchting'schen Versuchen in kohlensäurefreier Luft. Im übrigen kommen wir weiter unten auf diese Arbeit zurück. — In älteren Arbeiten ist die Frage nur gelegentlich gestreift worden, so z. B. in den Arbeiten über die Dunkelstarre, aus denen hervorgeht, dass grüne Blätter im Dunkeln erst ihre Reizbarkeit, schliesslich die Lebens-

fähigkeit verlieren, ferner in der bekannten Arbeit von Sachs (1a) über die Blüthenbildung im Dunkeln, in der vielfach das Vergilben der Laubblätter im Dunkeln erwähnt wird. Selbstverständlich sind aber in solchen Versuchen die Wirkungen eines Nahrungsmangels nicht ausgeschlossen, weil die ganzen Pflanzen sich im Dunkeln befanden. Das gleiche gilt von den oben (S. 405) erwähnten gelegentlichen Beobachtungen an im Dunkeln keimenden Feuerbohnen. Allein genau dieselbe Beobachtung, Absterben älterer Blätter bei gleichzeitiger Entwickelung junger am Vegetationspunkt habe ich (1) gelegentlich der Untersuchung des Lichteinflusses auf das Treiben der Buche auch an Bäumen gemacht, die nur mit einem Zweig in's Dunkle schauten und am Licht viele grüne Blätter besassen, die den etiolirenden Stoffe zuführen konnten. Hier ist also thatsächlich ein frühzeitiges Absterben des im Dunkeln befindlichen Blattes eingetreten unter günstigen äusseren Bedingungen, es lässt sich aber schwerlich mit dem rapiden Zugrundegehen in den Versuchen Vöchting's vergleichen. Auch ist die Erscheinung keine allgemeine. Wie ich (2, S. 126 und 129) früher zeigte, treiben die Winterknospen von Pinus Laricio und von Rhododendron in dunkler Umhüllung aus und bilden etiolirte Blätter, die zwar nicht ganz die Dimensionen der Lichtblätter zeigen, immerhin aber nur sehr wenig von denselben abweichen, und die vor allen Dingen durch lange Lebensdauer ausgezeichnet sind. An beiden Pflanzen waren diese etiolirten Blätter noch im September vollkommen am Leben, und ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass sie auch den Winter überdauert hätten. Es zeigt sich also hier eine ganz auffallende Unabhängigkeit der Laubblätter von ihrer Assimilationsthätigkeit. Die Blätter sind den ganzen Sommer über vom Stamme aus ernährt worden, weder die Leitung der Assimilate nach der Blattspitze war unmöglich, noch die Qualität der gelieferten Assimilate war unzureichend. — Ehe wir aber weitere Schlüsse ziehen, wollen wir die Versuche ins Auge fassen, die speciell zu dem Zweck angestellt wurden, um die Lebensdauer eines Blattes im Dunkeln zu ermitteln, das dauernd von aussen ernährt wird.

Es wurden am 12. April die Enden von Bohnen, die am 1. März ausgesäet worden waren, in eine grosse dunkle Kiste ein-

geführt, während ihre mit grünen Blättern besetzte Basis nahe an einem Südfenster im Laboratorium dem Licht ausgesetzt war. Nach dem Vorgang von Sachs (1b), von dem überhaupt die verwendete Methode stammt, wurden der Pflanze am Licht alle Axillarknospen genommen, damit die Assimilate der Blätter nur den im Dunkeln befindlichen Theilen zu Gute kämen. Unter diesen Umständen gediehen denn auch diese letzteren ausgezeichnet, es ging in einem Fall (Versuch 2) aus einem Spross von 18 cm in 54 Tagen auf Kosten von fünf Laubblättern ein 3 m langer Trieb hervor, und im anderen Fall (Versuch 5) verlängerte sich in derselben Zeit der im Dunkeln befindliche Spross von 45 cm auf 3 m 60 cm, ebenfalls auf Kosten von fünf Blättern. — Die Blätter, welche in diesen Versuchen in den dunkeln Raum gebracht wurden, waren alle noch unerwachsen, aber zum Theil doch schon entfaltet und grün. Bei allen Blättern, deren Endblättchen etwa eine Länge von 3—4 cm bei einer Breite von 2—3 cm erreicht hatte, trat im Dunkeln entweder gar kein Wachsthum mehr auf, oder wenn sich welches zeigte, so fand es nur in den ersten Tagen statt und war sehr unbedeutend. Blätter, welche noch kleiner waren, die sich also noch in der Knospe befanden oder gerade von dieser abgehoben haben, wachsen dagegen noch stark und werden zu vollkommen etiolirten Blättern, deren Grösse (gemessen am Endblättchen) zwischen $^{17}/_{16}$ mm und $^{45}/_{38}$ mm schwankt. Die grösseren von ihnen gehen ganz aus der Knospenlage heraus und breiten die Spreiten der Blättchen vollkommen aus, bei den kleiner bleibenden, später gebildeten dagegen bleibt die Entfaltung mangelhaft. Solche Blätter waren im Versuch 2 15, im Versuch 5 28 innerhalb der Kiste aus dem Knospenzustand mehr oder weniger in Entfaltung übergegangen. Aber während an der Spitze neue entstanden, starben auch hier, gerade wie bei der ganz im Dunkeln keimenden Pflanze basale Blätter ab. In Versuch 5 z. B. waren die zwei untersten Blätter schon Ende April abgestorben, am 7. Mai die drei folgenden, von denen zwei erst in der Kiste gebildet waren, und am 5. Juni weitere 13.

Man kann aber auch im Dunkeln grössere und langlebigere Blätter erzielen, wenn man nur dafür sorgt, dass Endknospe und Seitenknospen entfernt werden. In sehr instructiver Weise er-

läutert Versuch 1 den Erfolg eines solchen Eingriffes. Hier wurde der Spross in der Kiste über dem sechsten etiolirten Blatt abgeschnitten und die Entknospung ausgeführt, als das unterste Blatt schon abgestorben war. Die restirenden fünf Blätter waren dann am 5. Juni, als in Versuch 5 schon 18 Blätter abgestorben waren, noch am Leben und sie waren ausserdem noch stark gewachsen, so dass sie alle Blätter von Versuch 5 an Grösse übertrafen. Man kann sich diesen Erfolg kaum anders vorstellen als derart, dass die von den am Licht befindlichen Blättern gelieferten Assimilate sowohl zum Lebensunterhalt und zur Vergrösserung der angelegten Blätter, als auch zur Neubildung von Blättern am Vegetationspunkt dienen können. Wenn für gewöhnlich nur das letztere geschieht, so kann das nur aus dem Grunde so sein, weil der Vegetationspunkt besser im Stande ist, die ins Dunkle einströmenden Nährmaterialien an sich zu reissen, als das die halberwachsenen Blätter können.

Durch die Entfernung der Knospen war es also in Versuch 1 gelungen, die etiolirenden Blätter zu vergrössern. Das Endblättchen war z. B. in einem Falle 55 mm lang und 40 mm breit geworden, es war also bei weitem noch nicht die Grösse eines am Licht erwachsenen Blattes erzielt worden. Es war aber von Interesse zu erfahren, ob sich das erreichen liesse. Deshalb wurde in Versuch 3 im Dunkeln nur ein einziges, noch ganz junges, etwa 0,5 cm grosses Blättchen, das unterste der Knospe, belassen, alle Knospen aber entfernt; am Licht befanden sich im ganzen sieben grüne Blätter, welche das eine im Dunkeln ernähren sollten. Der Erfolg rechtfertigte die gehegten Erwartungen in hohem Maasse. Schon am 4. Mai war das Blatt grösser als irgend ein anderes, bisher im Dunkeln beobachtetes. Gegen Ende des Monats war das Blatt ausgewachsen und am 5. Juni wurde der Versuch abgebrochen. Die Maasse, die das Blatt bis dahin erreicht hat, finden sich im ersten Theil ausführlich mitgetheilt und mit denen weiter unten an der Pflanze stehender, normaler, grüner Blätter verglichen. Es geht aus dieser Vergleichung hervor, das das Blatt im Dunkeln unter den angegebenen Verhältnissen vollständig normale Grösse erreicht hat. Weiter ist das Blatt bewegungsfähig und führt in der Kiste

Bewegungen aus, auf die aber hier nicht weiter eingegangen werden soll. Andererseits muss aber hervorgehoben werden, dass das Blatt in seiner Gestalt weit vom normalen abwich. Das Endblättchen wie die Seitenblättchen sind stark gekrümmt und bilden von oben her convex gewölbte Flächen. Im Verhältniss zu den stark hervortretenden Rippen bilden die Mesophyllschichten sehr dünne Platten, was wohl hauptsächlich von der geringen Entwickelung der Palissadenzellen herrührt; in einem Einzelfall waren die Palissadenzellen des grünen Blattes etwa 100—110 μ lang und 15—25 μ breit, während die des etiolirten nur 30—35 μ lang und 10—15 μ breit waren.

Es lag aber nicht im Plane dieser Arbeit, auf die anatomischen Verhältnisse im Einzelnen einzugehen. Es muss das anderer Gelegenheit überlassen bleiben.

Es scheint mir nicht angezeigt, aus dem Verhalten dieses Bohnenblattes allgemeine Schlüsse über die Ursache des Etiolements zu ziehen. Es ist sehr wohl möglich, dass alle Blätter, welche sich im Dunkeln so verhalten wie die Bohne, nach der hier befolgten Methode auch unter Lichtausschluss zu ihrer normalen Grösse gebracht werden können, und es ist weiter möglich, dass bei günstiger Witterung[1]), bei Verwendung einer noch grösseren Assimilationsfläche und demnach bei kräftigerer und schnellerer Nahrungszufuhr auch die Verkrümmung der Lamina und die Hemmung des Wachsthums der Palissadenzellen wegfallen könnten. Man kann aber angesichts der grossen Verschiedenheiten, die durch die zahlreichen neueren Untersuchungen beim Etiolement jetzt aufgedeckt worden sind, aus einem Einzelfall überhaupt keine allgemeinen Regeln aufstellen, ohne in Irrthümer zu verfallen. So hat Amelung (1), der freilich auch behauptet, es gäbe „in der physiologischen Litteratur ausser den grundlegenden Arbeiten von Sachs wenige Angaben über Etiolement", vor Kurzem die Versuche von Sachs (2, S. 646) wiederholt, in welchen die Sprossspitzen eines Kürbisses in den dunkeln Raum eingeleitet wurden. Die Blätter sollen in diesen

1) Während der Ausführung der Versuche im Sommer des Jahres 1894, vom 12. April bis 5. Juni war fast durchweg schlechtes Wetter; ausserdem wurden die Pflanzen in Töpfen kultivirt und, wie bemerkt, im Zimmer gehalten.

Versuchen im Dunkeln nach Sachs' eigenen Angaben $^2/_3$—$^3/_4$ der normalen Flächenentwickelung erreicht und nur „einige unbedeutende Störungen im Wachsthum gezeigt haben, welch' letztere aus der Figur zu ersehen seien. Mit Recht hat Frank (1, S. 395) bemerkt, dass sich aus der von Sachs citirten Figur ersehen lässt, dass eben die Blätter zwar relativ gross sind, aber trotzdem alle Charaktere etiolirter Blätter zeigen.

Diese Versuche hat nun Amelung wiederholt, und zwar mit dem Resultat, dass die drei bis vier ersten Blätter im Dunkeln die normale Grösse erreichten. Genauere Messangaben fehlen (desgleichen Angaben über die äussere und innere Gestalt der Spreite), aber Amelung schliesst aus seinem Versuch: „dass das Kleinbleiben etiolirter Blätter wesentlich eine Folge mangelhafter Ernährung ist". — Die späteren Blätter sollen deshalb kleiner werden, weil der Weg, den die Nahrung zurückzulegen hat, immer grösser wird. Gesetzt nun, die drei ersten Blätter haben wirklich normale Grösse, dann könnte das immer auch noch daran gelegen sein, dass dieselben vor der Einführung in den dunklen Raum an oder in der Knospe einer Lichtwirkung unterworfen waren, die ja, selbst ohne dass sie Assimilation bedingen muss, doch wachsthumsfördernd wirken kann, wie vor vielen Jahren Batalin (1) gezeigt hat. Gerade von diesem Gesichtspunkt aus scheint es mir nicht erlaubt zu sein, aus unserem Versuch Schlüsse auf die Ursachen des Etiolements zu ziehen, denn das Blatt der Bohne war vor Einführung in die Dunkelkiste schon entschieden belichtet. Es wird aber keinerlei Schwierigkeiten machen, an Seitenknospen zweiter oder dritter Ordnung ein einzelnes Blatt im Dunkeln zur Entfaltung zu bringen, dessen erste Anlage am Vegetationspunkt in Finsterniss vor sich gegangen ist (vergl. den Versuch 15 mit Mimosa).

Doch kehren wir von dieser Abschweifung über das Etiolement nunmehr zurück zu den Fragen, die uns hier specieller beschäftigen. Die Blätter, welche in den bisherigen Versuchen längere Zeit im Dunkel am Leben erhalten wurden, waren etiolirte Blätter, es fehlte ihnen also der Chlorophyllfarbstoff. Die Blätter aber, von denen in der bisherigen Litteratur ein Zugrundegehen im Dunkeln beobachtet worden war, waren chlorophyllhaltig. Es

handelte sich dabei stets um Versuche, in denen entweder das einzelne Blatt oder die ganze Pflanze in den dunklen Raum gebracht wurden, jedenfalls war nie, auch nicht in den Versuchen von Busch, durch Entfernung der Knospen dafür gesorgt, dass im ersteren Fall dem Blatt nicht alle Nährstoffe entzogen würden, und im zweiten Fall waren Ernährungsstörungen ganz selbstverständlich mit im Spiel. Um nun zu untersuchen, ob auch das schon grüne Blatt von Phaseolus im Dunkeln längere Zeit am Leben erhalten werden kann, wurde in ganz ähnlicher Weise wie in dem zuletzt erwähnten Versuch 3 ein embryonales Blatt, in dem jetzt zu besprechenden Versuch 4 ein schon stark herangewachsenes Blatt in die Dunkelkiste gebracht, die Pflanze selbst wurde vollkommen entknospet. Wie aus den speciellen Angaben zu Versuch 4 hervorgeht, haben drei am Licht befindliche Blätter das eine im Dunkeln befindliche vom 12. April bis zum 5. Juni am Leben erhalten. Es war dabei noch erheblich gewachsen und hatte annähernd die Normalgrösse erreicht und hatte auch Bewegungen ausgeführt. Ferner war wie beim Blatt 3 die Spreite stark verkrümmt, aber das Blatt hatte auch allmählich seine grüne Farbe eingebüsst, war vergilbt, und begann an einzelnen Stellen gegen Ende des Versuches abzusterben, der Inhalt der Zellen verschwand, die Lamina wurde durchsichtig. Leider war mir damals die Abhandlung von H. Busch (1) noch nicht bekannt, sonst hätte ich das Absterben näher untersucht. Busch fand, dass chlorophyllhaltige Organe im Dunkeln allmählich entleert werden, indem die in ihnen vorhandenen organischen und anorganischen Stoffe, eventuell nach vorheriger chemischer Umsetzung (Chlorophyll), an Orte auswandern, wo sie Verwendung finden können. So wurden die gut entwickelten Primordialblätter von Phaseolus multiflorus, die an der im übrigen intacten Pflanze verdunkelt worden waren, nach 14 Tagen völlig entleert gefunden. Busch theilt dann mit, dass die dreitheiligen Bohnenblätter zwar dieselben Entleerungserscheinungen zeigen, dass sie sich aber resistenter gegen die Dunkelheit verhalten, als die Primordialblätter.

Es wäre von Interesse gewesen zu erfahren, ob das Absterben schneller vor sich ging als an unserer knospenlosen Pflanze. Die Untersuchung dieser Frage muss nun späteren Arbeiten vorbehalten bleiben.

Aus den bisher mitgetheilten Versuchen entnehmen wir die folgenden Resultate:

1. Es ist für etiolirende Pflanzen constatirt, dass der Vegetationspunkt halberwachsene Blätter an der weiteren Ausgestaltung hindert, indem er ihnen die nöthigen Nährstoffe entzieht. Es liegt daher die Nothwendigkeit vor zu untersuchen, ob nicht vielleicht auch am Licht im kohlensäurefreien Raum das Absterben ausgewachsener Blätter durch die statthabende Ausbildung jüngerer bewirkt wird.

2. Es steht aber schon jetzt fest, dass im Dunkeln eine Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit nicht in dem Maasse besteht, als am Licht, da man sowohl etiolirte als auch schon ergrünte Blätter wochenlang im Dunkeln am Leben erhalten kann.

II. Versuche mit der Mimosa in kohlensäurefreier Luft.

Zu Versuchen im kohlensäurefreien Raum eignete sich Phaseolus sehr wenig. Die Blätter sind zu gross, das Wachsthum der Pflanze ein zu rapides. Auch bei Verwendung so grosser Glocken, wie sie mir zur Verfügung standen, ergeben sich daraus so viele Schwierigkeiten, dass ich es vorzog, nachdem übrigens das Zugrundegehen der Bohnenblätter am Licht bei Ausschluss der Kohlensäure constatirt war, mit der auch von Vöchting gründlichst studirten Mimosa zu operiren. Ausser der grösseren Handlichkeit hat die Pflanze noch den hochzuschätzenden Vorzug viel grösserer Empfindlichkeit, d. h. Empfindlichkeit gegen Kohlensäuremangel, denn in anderer Beziehung erwies sie sich viel resistenter, als man es wohl hätte erwarten sollen. Die Pflanzen gediehen recht gut in der Laboratoriumsluft, die, wenn auch ihr Wassergehalt nach Möglichkeit künstlich erhöht wurde, doch immer relativ trocken bleiben musste. Sie wurden, wenn irgend möglich, von der directen Sonne, die durch die nach Süden führende Thür des Laboratoriums hereinschien, direct getroffen, ohne dass dadurch irgendwelche Schädigungen veranlasst worden wären. Bohnen, die man in Töpfen kultivirt, vertragen directes Sonnenlicht sehr schlecht,

offenbar weil sie nur ein kleines Wurzelsystem entwickeln können und deshalb rasch welken. In die Glocken freilich durfte das Sonnenlicht nicht direct einfallen, weil damit eine zu starke Erwärmung verbunden gewesen wäre, die sich an hellen Tagen durch Schirme von ganz dünnem Seidenpapier vermeiden liess. Temperaturangaben sind im Protocoll der hierher gehörigen Versuche nicht gemacht, es mag genügen zu versichern, dass die Temperatur nie der oberen oder unteren Grenze der Vegetation nahe gekommen ist, im Allgemeinen zwischen 20 und 30 ° C. schwankte. Die Einrichtung der Versuche war völlig der von Vöchting gegebenen nachgebildet, wie des Näheren aus Abtheilung II des speciellen Theiles zu ersehen ist.

Von den ausgeführten Versuchen interessirt uns zunächst der unter No. 8 mitgetheilte, in welchem zweimal nacheinander ein ausgewachsenes Blatt in den kohlensäurefreien Raum gebracht wurde und ganz wie bei Vöchting in recht kurzer Zeit vergilbte, seine Reizbarkeit für Berührung und seine periodische Bewegung verlor und schliesslich seine Blättchen fallen liess: im einen Fall vom 1. August Abends bis zum 4. August Morgens, im anderen vom 4. August Morgens bis zum 7. August Morgens. In beiden Fällen waren weiter oben an derselben Pflanze noch jüngere Blätter im kohlensäurefreien Raum, und diese wurden von den Störungen weniger betroffen, wuchsen weiter. In ähnlichen Versuchen trat gelegentlich auch die von Vöchting beobachtete Erscheinung stärker hervor, dass die Nachtstellung der Blätter zu früh eintrat, in wieder anderen verloren die Blättchen ihre Reizbarkeit und fielen ab auch ohne vorher eine Vergilbung zu zeigen. Nun hat ja freilich, wie schon Vöchting hervorhob, die Kalilauge, die zur Absorption der Kohlensäure in grosser Menge in die Glocke eingeführt werden musste, auch noch eine nicht erwünschte Nebenwirkung: sie zieht Wasser an und obwohl mehrere Schalen mit Wasser sich in der Glocke befanden, so zeigte doch das seltene Beschlagensein der Glockenwand einen geringen Wassergehalt der Luft in der Glocke an. Es war deshalb ein besonderer Controlversuch nöthig. Dicht neben unserer Versuchspflanze wurde unter ganz denselben äusseren Bedingungen eine gleich alte, gleich gesunde Mimosa ebenfalls mit dem Gipfel in eine ebenso grosse Glocke eingeführt (Ver-

such 6). Diese Glocke aber enthielt atmosphärische Luft. Vom 4. bis zum 6. August war die Luft in dieser Glocke sehr dunstgesättigt, die Glockenwand fast den ganzen Tag über beschlagen, vom 6. August Vorm. bis zum 9. August Nachm. dagegen wurde der Wasserdampfgehalt der Luft durch Schwefelsäure stark herabgesetzt, nun war die Glockenwand stets weniger und kürzere Zeit beschlagen als in Versuch 8, und schliesslich war vom 9. bis zum 15. August mittlere Feuchtigkeit in der Glocke. Obwohl also diese Pflanze sowohl grösserer Feuchtigkeit, als auch grösserer Trockenheit der Luft ausgesetzt wurde als die in kohlensäurefreier Luft befindliche, und obwohl sie den gewiss besonders schädlichen Schwankungen der Luftfeuchtigkeit unterworfen war, so blieb doch an dem erwachsenen Blatt während der ganzen Dauer des Versuches, 14 Tage lang, jedwede Störung gänzlich aus, und drei neue Blätter entwickelten sich durchaus normal in der Glocke.

Diese Versuche stellen lediglich eine Bestätigung der Vöchting'schen Angaben dar. Im Versuch 7, der im Protocoll in vierfacher Wiederholung mitgetheilt ist, ist nun eine wesentliche Veränderung insofern angebracht, als stets nur ein einziges Blatt in den kohlensäurefreien Raum gebracht wurde, alle jugendlichen Blätter aber und Knospen, die ihm hätten Concurrenz machen können, vollständig entfernt wurden. In 7a, 7b und 7d war es ein erwachsenes Blatt, in 7c ein noch jugendliches, das dem Versuch unterworfen wurde. Das Ergebniss war durchaus das bisherige, die Blätter gingen ganz in derselben Weise zu Grunde, wie wenn die Knospen vorhanden sind, das rasche Absterben der Blätter im kohlensäurefreien Raum ist also nicht auf die Stoffentziehung durch wachsende Organe zurückzuführen. Im übrigen zeigten sich zwischen den einzelnen Blättern sehr erhebliche Unterschiede: das jugendliche Blatt zeigt zunächst gar keine Störungen, der Mangel an Kohlensäure fängt erst mit einem gewissen Alter des Blattes an schädlich zu wirken; von den erwachsenen Blättern verhielt sich 7a ganz wie Vöchting angegeben, 7b ging ungemein viel rascher zu Grunde, 7d verhielt sich intermediär. Die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens vermag ich nicht aufzuklären, doch liegt es nahe, an Verschiedenheiten im Kohlensäuregehalt der Glocken

zu denken, denn man kann ja nur kohlensäurearme nicht -freie Luft herstellen.

III. Versuche mit der Mimosa im Dunkeln.

Somit ist also die erste in der Einleitung ausgesprochene Vermuthung über die Ursache des Absterbens der Blätter im kohlensäurefreien Raum hinfällig geworden, und wir müssen nun dem zweiten dort ausgesprochenen Gedanken folgen, die im Dunkeln am Blatte auftretenden Störungen mit den am Licht bei Kohlensäuremangel sich einstellenden vergleichen. Schon der erste, ziemlich rohe Versuch (9) führte zu sehr überraschenden Ergebnissen. Am 12. Juni war der Gipfel einer Mimosa mit einem etwa ausgewachsenen Blatt und der Gipfelknospe in einen Pappkasten eingeführt, der aber keinen völlig finsteren Raum darbot. Da die Versuche zunächst nur ganz nebenbei betrieben wurden, so blieb die Pflanze bis zum 27. Juni ganz sich selbst überlassen. An diesem Tage zeigte sich das eingeführte Blatt 1, offenbar nach vorheriger Dunkelstarre, abgefallen, dagegen waren aus der Knospe zwei ausserordentlich stattliche, aber vollkommen etiolirte Blätter 2 und 3 herangewachsen, die nicht nur regelmässige periodische Bewegungen ausführten, sondern auch auf Berührung genau wie grüne Mimosenblätter reagirten. Es ist im Protocoll des Näheren mitgetheilt, wie die Blättchen auf Wundreiz sich schliessen und wie sich diese Bewegung auch auf die an anderen Secundärstielen desselben Blattes befindlichen Blättchen fortpflanzt; selbstverständlich erfolgte auch eine, freilich weniger ergiebige Reizbewegung auf einfache Berührung, und zeichnete sich namentlich das Primärgelenk durch grosse Sensibilität aus. Die periodische Bewegung zeigte sich darin, dass der Primärblattstiel Morgens steil aufgerichtet, Nachmittags tief gesenkt war und dass die Blättchen Morgens auf 90—180^0 geöffnet, Nachmittags und Nachts geschlossen waren, mit anderen Worten, die tägliche Bewegung normaler grüner Blätter trat auch an den im Dunkeln befindlichen etiolirten Blättern auf, nur mit dem Unterschied, dass die Nachtstellung bei diesen früher begann und längere Zeit anhielt. In diesem Versuch wurden die beiden etiolirten Blätter frühzeitig abgeschnitten und zu Be-

obachtungen verwendet, die mit den uns hier interessirenden Fragen keine directe Beziehung haben, in einem Parallelversuch dagegen, der gleichfalls nur zur vorläufigen Orientirung diente, wurde auf die Lebensdauer des etiolirten Blattes geachtet. Bei diesem Versuch, der im Protocoll nicht mitgetheilt ist, war die Spitze der Mimosa am 4. Juli in den dunkeln Pappkasten eingeführt worden und hatte sich ein an diesem Tag noch an der Knospe befindliches Blatt (3) bis zum 18. Juli völlig entfaltet; es wurde festgestellt, dass dieses Blatt auch am 27. Juli noch am Leben und noch völlig reizbar war, während sich inzwischen noch ein weiteres etiolirtes Blatt (4) entwickelt hatte.

Es ergaben also schon diese ersten Versuche drei Resultate, die durch spätere Erfahrungen nur bestätigt wurden und die drei verschiedene Fragen beantworten, welche im Folgenden getrennt behandelt werden sollen.

1. Das Blatt der Mimosa kann auch im Dunkeln eine stattliche Grösse erreichen und jedenfalls viel länger am Leben bleiben als am Licht in kohlensäurefreier Luft. Es ist durch weitere Versuche festzustellen, in wie weit die Ausgestaltung des Blattes im Dunkeln eine normale ist und wie gross seine Lebensdauer daselbst ist.

2. Das etiolirte Blatt reagirt im Dunkeln auf Stoss und auf Verwundung mit Reizbewegungen. Es ist zu untersuchen, wie sich diese Thatsache mit der Lehre vom „Phototonus“ verträgt, welche aussagt, dass das Licht eine unerlässliche Bedingung sei für das Zustandekommen des beweglichen, reizbaren Zustandes der Blätter.

3. Das etiolirte Blatt macht im Dunkeln periodische Bewegungen, deren Periode mit der am Licht befindlicher Blätter übereinstimmt. Das Auftreten einer „Tagesperiode“ im dunkeln Raum bedarf der Erklärung.

1. Ausgestaltung und Dauer des etiolirten Blattes.

Der zu Versuch 9 verwendete Pappkasten wurde nur noch zu Versuch 13 und 22a benutzt, alle anderen Versuche dagegen wurden in Holzkisten ausgeführt, bei denen möglichst auf Licht-

dichtigkeit gesehen wurde. Eine genauere Beschreibung derselben ist im speciellen Theil zu finden. Für die zunächst in Angriff zu nehmende Frage ist freilich der sorgfältige Lichtabschluss minder wichtig, denn so viel ist ja ganz sicher, dass in allen Dunkelkästen das Licht vollständig genug ausgeschlossen war, um Etiolement zu erzielen, stets waren die Foliola rein gelb ohne eine Spur Beimischung von Grün. Und andrerseits ist ja aus den Angaben von Sachs bekannt, dass die Dunkelstarre noch an Blättern auftritt, die in viel hellerem Lichte stehen. In der That waren ganze Pflanzen, die in denselben Behältern, namentlich in der grossen Dunkelkiste untergebracht wurden (vergl. später die Versuche 23—26) in kurzer Zeit dunkelstarr und liessen ihre Blätter abfallen. — Die Blätter unsrer Versuchspflanzen 9—16 verhielten sich nun in dem dunklen Raum sehr verschieden. Die Angaben der Protocolle sind in dieser Hinsicht natürlich oft sehr lückenhaft, trotzdem lässt sich aus der untenstehenden Uebersicht mit grösster Sicherheit das Folgende entnehmen: Vollkommen erwachsene grüne Blätter gingen in ganz kurzer Zeit zu Grunde, halberwachsene grüne wuchsen noch etwas, starben dann aber auch ab, während sämmtliche noch vor der Entfaltung in die Kiste eingeführten Blätter etiolirt weiter wuchsen, und länger lebten. Durchaus conform mit den Resultaten bei der Bohne wurde auch hier eine geringere Lebensdauer und auch eine geringere Grösse der Blätter constatirt, wenn der Vegetationspunkt des Sprosses erhalten geblieben war und neue Blätter producirte.

A. Spross im Dunkeln nicht entknospet.

Beginn des Versuches	No. des Versuches	No. des Blattes			Dauer des Blattes
13. Juli 1893	X	1	kam erwachsen in Kiste	todt 19. Juli	7 Tage
		2	kam fast erwachsen in Kiste	todt 19. Juli	7 „
		3	kam halb erwachsen in Kiste, 30. Juli ganz erwachsen	todt 4. August	?
		4	vor 30. Juli erwachsen	lebt noch 11. Aug.	mehr als 13 Tage
		5	am 30. Juli erwachsen	lebt noch 11. Aug.	desgl.

Beginn des Versuches	No. des Versuches	No. des Blattes			Dauer des Blattes
20. Juli 1894	XIII	1	kam entfaltet in Dunkelkasten am 20. Juli	todt 29. Juli	weniger als 9 Tage
		2	1. August geöffnet	todt vor 2. Septbr.	?
		3	9. " "	" " " "	?
		4	15. " "	" " " "	etwa 14 Tage
21. Juli 1894	XVI	1	21. Juli halb erwachsen	todt am 26. Septbr.	5 Tage
		2	2. August entfaltet	todt wahrscheinlich etwa am 16., 17. August	ca. 14 Tage
		3	7. " "	todt 3. Septbr.	?
		4	15. " "	" " "	?
		5	nach 15. August entfaltet	" " "	keine 14 Tage
		6	Anfang Septbr. entfaltet	lebt noch 11. Sept.	?

B. Spross im Dunkeln entknospet:

Beginn des Versuches	No. des Versuches	No. des Blattes			Dauer des Blattes
13. Juli 1893	XI	1 2	erwachsen eingeführt	am 19. Juli starr, i. Abfall. begriffen	7 Tage
		3	halb erwachsen eingeführt	30. Juli todt oder fast todt	?
		4	vor 30. Juli entfaltet	17. August noch lebend	19 Tage mindestens
		5	am 30. Juli fast ganz erwachsen	19. August noch am Leben	mehr als 20 Tage
21. Juli 1894	XIV	1	halb erwachsen eingeführt	26. Juli todt	5 Tage
		2 3	1. August entfaltet 6. " "	Septbr. einzelne Blättchen abgefallen, doch noch viele am Leben und reizbar	mehr als ein Monat
19. Juli 1894	XII	1	29. Juli "	14. August noch am Leben	mehr als 14 Tage
21. Juli 1894	XV	3	ganz im Dunkeln erwachsen, entfaltet sich am 14. August	14. Septbr. noch völlig intact am Leben	ein Monat

Wären die Versuche lange fortgesetzt worden oder unter günstigeren äusseren Verhältnissen, als sie namentlich das Jahr 1894 bot, ausgeführt worden, so wären gewiss die etiolirten Blätter an den entknospeten Mimosen noch länger am Leben erhalten worden. Auf die Frage wie lange nun eigentlich ein etiolirtes Blatt unter den günstigsten Umständen am Leben zu bleiben vermag, lässt sich aus den bisherigen Versuchen eine Antwort noch nicht entnehmen, es konnte wie bei der Bohne aus Mangel an geeigneten Dunkelbehältern dem einzelnen Object nicht länger Zeit gelassen werden, und am Ende des Sommers 1894, im August und September, als dies beabsichtigt war, war das Wetter so schlecht, dass die am Licht befindlichen Theile der Mimosen so stark gelitten haben, dass man im Dunkeln auftretende Störungen wohl hierauf wird zurückführen dürfen. Zunächst aber ist diese Frage, ob die Blätter unter günstigen Umständen im Dunkeln ebenso lang oder am Ende gar länger leben können als am Licht, von geringerem Interesse, die schon festgestellten Thatsachen dagegen sind für die Erklärung der im kohlensäurefreien Raum vorsichgehenden Zerstörung des Blattes von grosser Bedeutung. Wir werden weiter unten hierauf zurückkommen, hier aber soll noch mit wenigen Worten auf die Ausgestaltung der etiolirten Mimosenblätter eingegangen werden, nachdem wir bisher nur die Lebensdauer derselben in's Auge gefasst haben.

Man braucht nicht erst den Maassstab anzulegen, um zu sehen, dass die am unentknospeten Spross im Dunkeln gebildeten Blätter insofern die typischen Kennzeichen des Etiolements an sich tragen, als die Lamina der einzelnen Blättchen oft etwas kleiner auszufallen pflegt, sowohl kürzer als schmaler, wie beim normalen grünen Blatt, während Primär- und secundäre Blattstiele vielfach überverlängert und — vielleicht nur in Folge geringer Festigkeit — oft stark bogig gekrümmt sind. Je mehr Blätter im Dunkeln erzeugt werden, desto kleiner pflegt ihre Lamina auszufallen, was wir ja auch schon an der Bohne beobachten konnten und was auch sonst schon für andere Pflanzen constatirt worden ist. An den ersten im Dunkeln erwachsenen Blättern freilich ist die Verkleinerung der Blattlamina oft eine recht unbedeutende und solche Blätter sehen fast ganz normal

aus. Noch mehr ist das der Fall, wenn an entknospeter Achse nur zwei Blätter im Dunkeln sich entwickeln. Die folgende Zusammenstellung willkürlich herausgegriffener einzelner Blätter wird das am Besten veranschaulichen. Es sind der primäre Blattstiel und je zwei secundäre Blattstiele ihrer Länge nach gemessen, ein der Mitte des Secundärstieles ansitzendes Blättchen der Länge und Quere nach.

	Stiel I	Stiele II	Blättchen breit	Blättchen lang
	mm	mm	mm	mm
Grünes Blatt	57	60—70	3,5	16
„ „	55	43—55	3,5	14
„ „	57	67—75	3,0	13
„ „	42	32—40	3,0	13
„ „	—	70	4,0	15
Etiol. Bl. Versuch X, 5	75	65—73	3,0	13
„ „ „ XI, 4	63	75	3,0	11
„ „ „ XI, 5	67	80	3,0	13

Auch diese Ergebnisse stimmen also mit den an Phaseolus gemachten Erfahrungen überein, und es ist demnach von Interesse zu erfahren, wie sich die Grössenverhältnisse eines Blattes dann gestalten, wenn nur dieses einzige Blatt im Dunkeln ausgebildet wird. Bei Phaseolus war ja unter diesen Umständen ein Blatt entstanden, das dieselbe Grösse erreichte wie das ihm vorangehende, nächst ältere grüne, bei Mimosa war das Dunkelblatt (Versuch 12) sogar in allen Stücken grösser als das nächst ältere grüne Blatt, wie die folgende Zusammenstellung zeigt.

	Stiel I	Stiele II	Blättchen breit	Blättchen lang
	mm	mm	mm	mm
Blatt im Dunkeln	85	75, 95, 90, 80	4,5	19
Blatt am Licht .	52	50, 65, 67, 55	3,5	16

Sämmtliche etiolirten Blätter der Mimose haben durchaus plan ausgebildete, normal aussehende Blättchen, Verkrümmungen der Lamina wie bei Phaseolus wurden nie beobachtet. Die anatomische Structur der Dunkelblätter wurde noch nicht untersucht.

2. *Reizbarkeit des etiolirten Blattes und die Lehre von der Dunkelstarre.*

Die Versuche von Dutrochet (1) mit der Mimosa im Dunkeln sind zu bekannt, als dass wir es nöthig hätten, dieselben hier einzeln aufzuführen. Dutrochet zeigte, dass die Mimosa im Dunkeln die Bewegungsfähigkeit ihrer Blätter rasch verliert, und zwar um so rascher, je höher die Temperatur ist. Sachs (1, c) hat die Versuche Dutrochet's wiederholt, hat sie insofern erweitert, als er nachwies, dass schon das gedämpfte Licht im Hintergrund eines Zimmers ausreicht, um Dunkelstarre zu erzielen, und er hat die Angaben über den Einfluss der Temperatur berichtigt. Es war aber nicht das einzige Verdienst von Sachs, den Thatbestand gesichert, berichtigt und erweitert zu haben, er hat auch den Beobachtungen eine Deutung gegeben, er hat sie in gewissem Sinne verständlich gemacht und er hat die seitdem gebräuchlichen Termini „Phototonus" und „Dunkelstarre" eingeführt.

Hören wir zunächst, was er in dieser Beziehung in der Experimentalphysiologie S. 43 sagt: „Wenn man Pflanzen mit periodisch beweglichen Blättern oder mit sogenannten reizbaren Blättern zerstreutem Licht von geringer Intensität oder einer tiefen Dunkelheit aussetzt, so fahren die Blätter fort, noch einen bis mehrere Tage ihre Bewegungen zu machen und für Erschütterung reizbar zu sein. Diese Beweglichkeit, dieses labile Gleichgewicht verliert sich aber immer mehr .... bis sich endlich die Beweglichkeit ganz verliert, ein stabiles Gleichgewicht der Gewebe eintritt. Dieser Zustand der Dunkelstarre ist zunächst noch nicht tödtlich, wenn aber die Pflanze noch länger im Finstern verweilt, so erkranken die Blätter und fallen ab. Bringt man die Pflanze dagegen unmittelbar nach Eintritt der Dunkelstarre in einen Raum, wo sie von hinreichend intensivem Licht getroffen wird, so behält sie vorerst noch einige Stunden, zuweilen selbst Tage lang diesen unbeweglichen Zustand; unter fortgesetztem Lichteinfluss aber wird die früher reizbare Pflanze wieder reizbar, für Lichtwechsel empfindlich und periodisch beweglich, sie tritt wieder in den Zustand des Phototonus ein. Eine höhere, nicht näher be-

kannte Intensität und Dauer des Lichtes sind also die Bedingungen für die Herstellung und Erhaltung des Phototonus."

Eine Einsicht in die Gründe dieser Lichtwirkungen war damit freilich noch nicht gewonnen und so sehen wir denn des öfteren Versuche unternehmen, einen solchen Einblick zu gewinnen, wobei auch das Thatsachenmaterial in manchen Beziehungen vergrössert wurde. Es ist bekannt, dass Dutrochet als directe Ursache der Dunkelstarre einen im Dunkeln eintretenden, durch das Aufhören der CO_2-Zerlegung bedingten Mangel an Sauerstoff ansah, und dass Sachs diese Ansicht insofern modificirte, als er (1, c, S. 108) die Anhäufung von Kohlensäure in den Geweben die Dunkelstarre veranlassen lässt.

Eine andere Hypothese zur Erklärung der Dunkelstarre rührt von Paul Bert (2, pag. 92, 93) her. Die in den Gelenken vorhandene Glykose soll im Dunkeln allmählich aufgebraucht werden, neue kann nicht entstehen, in Folge dessen fehlt es dem Gelenk an endosmotisch wirksamer Substanz, es wird unbeweglich, und zwar in tiefer Stellung. Wir wollen nicht weiter auf diese Hypothese eingehen, sondern gleich an dieser Stelle der Untersuchungen Pfeffer's (1, S. 67) gedenken, die nachgewiesen haben, „dass in den völlig starren Gelenken bei Mimosa noch sehr viel Glykose enthalten und eine Abnahme dieser auf mikrochemischem Wege überhaupt nicht zu constatiren ist".

Weiter constatirte Pfeffer (1, S. 66) schon im Jahre 1873 die Beschränkung der Dunkelstarre auf diejenigen Theile der Pflanze (Acacie, Oxalis), welche dem Licht entzogen sind, und zeigte, dass das einzelne verfinsterte Blatt in derselben Zeit starr wird, wie die Blätter einer anderen vollständig verdunkelten Pflanze. Diese Thatsache benutzt er, um die Sachs-Dutrochet-sche Hypothese von der Kohlensäureanhäufung in den Geweben als Ursache der Dunkelstarre zurückzuweisen. In der That muss einem einzelnen im Dunkeln befindlichen Blatt von der übrigen am Licht befindlichen Pflanze Sauerstoff genug zugeführt werden, zum mindesten aber kann in einem solchen die Kohlensäureanhäufung nicht so schnell stattfinden, als wenn die ganze Pflanze im Dunkeln steht. Ausserdem glaubt Pfeffer annehmen zu dürfen, dass das Maximum des Kohlensäuregehaltes im Dunkeln

schon am zweiten Tag erreicht sein dürfte, während die Dunkelstarre oft erst viel später eintritt.

Viel eingehender hat sich dann Pfeffer zwei Jahre später über unsere Frage geäussert (2, S. 64—69), und da diese Erörterungen auch noch den heutigen Standpunkt der Frage kennzeichnen, so müssen sie hier ausführlicher betrachtet werden.

Er weist nach, dass die Dunkelstarre nicht Folge eines Mangels an Assimilationsproducten sein kann, da ja thatsächlich in dunkelstarren Gelenken noch eben so viel Glykose gefunden wird, als zuvor, und da sie auch ihre Biegungsfestigkeit beibehalten. Auch darf man nicht denken, dass etwa gewisse nothwendige Umwandelungen der Assimilate an das Licht gebunden seien. In erster Linie ist aber zu beachten, dass die Dunkelstarre auf die Laubblätter beschränkt ist, d. h. auf Organe der Pflanze, die durch ganz besonders reichen Gehalt an Chlorophyll ausgezeichnet sind, während chlorophyllarme oder chlorophyllfreie Pflanzentheile, wie die Blüthen, auch im Dunkeln bewegungsfähig werden. Das Verhalten periodische Bewegungen ausführender Pflanzentheile mit und ohne Chlorophyll ist nun aber in jeder anderen Beziehung so vollkommen übereinstimmend, dass die Vorgänge in den die Bewegung vermittelnden Zellen nothwendiger Weise in beiden Fällen gleich angenommen werden müssen. Dann hat also das Chlorophyll keine directen Beziehungen zu den Bewegungen. Wenn aber trotzdem mit dem Chlorophyll resp. dessen Functionen die Dunkelstarre in Beziehung steht, so muss diese Beziehung eine indirecte sein; man hat sich vorzustellen, dass eine im Dunkeln vor sich gehende Störung des Chlorophyllapparats auf die eigentlichen Bewegungsorgane deshalb schädlich einwirkt, weil die Pflanze nur dann normal functionirt, wenn alle Einzelfunctionen normal von statten gehen. Die Dunkelstarre ist also nach Pfeffer eine pathologische Erscheinung, eine Störung des Chlorophyllapparates, die andere Störungen nach sich zieht, deren einzelne in der Zelle sich abspielende Vorgänge für uns noch in Dunkel gehüllt sind.

In unseren Versuchen waren Blätter der Mimosa im Dunkeln entstanden, hatten dort vollkommen normale Gestalt erlangt und waren auch für Berührung reizbar geworden. Bei allen im ersten Theil unter No. 9—16 aufgeführten Fällen und bei manchen

weiteren, dort nicht angeführten, trat im Dunkeln Reizbarkeit für Berührung auf. Waren die Blätter durch Entfernung aller Knospen besonders gross und schön entfaltet, so gaben die an ihnen beobachteten Reizbewegungen den an normalen Pflanzen beobachteten an Intensität nichts nach: es erfolgte Bewegung an allen drei Gelenken, den Blättchen, den Secundärstielen, sowie den Hauptblattstielen. Wurden die Bedingungen in irgend einer Weise ungünstiger, so blieb zuerst die Reizbarkeit an den secundären Gelenken, dann gewöhnlich an den Blättchen und meist zuletzt erst an den Hauptgelenken aus. Genau dieselbe Stufenfolge der Empfindlichkeit kann man auch an dem grünen Blatt beobachten. Die Reizbarkeit im Dunkeln blieb fast so lange erhalten, als das Blatt selbst. Wie beim grünen Blatt ging dem Absterben stets ein allmähliches Erlöschen der Reizbarkeit voraus. Da die maximale Lebensdauer in unseren Versuchen nicht bestimmt wurde, so konnte auch die Dauer der Reizbarkeit nicht festgestellt werden, so viel aber ist sicher, dass unter günstigen Umständen ein ganz im Dunkeln erwachsenes Blatt mehr als vier Wochen reizbar bleibt (vergl. namentlich Versuch 15).

Auf den ersten Blick könnte man in der Thatsache, dass man Blätter wochenlang im Dunkeln reizbar erhalten kann, den grössten Widerspruch gegen die Lehre von der Dunkelstarre erblicken, wenn man nämlich diese Lehre in die Worte „Blätter verlieren im Dunkeln in einigen Tagen ihre Reizbarkeit“ zusammenfassen wollte. Sagt man aber mit Pfeffer: „dunkelstarr werden chlorophyllhaltige Organe, weil der Chlorophyllapparat im Dunkeln Störungen erfährt, die die Bewegungsorgane in Mitleidenschaft ziehen“, so wird man in unseren Beobachtungen nicht nur keinen Widerspruch gegen die Lehre von der Dunkelstarre, sondern im Gegentheil eine glänzende Bestätigung der Pfeffer-schen Auffassung dieser Erscheinung erblicken dürfen. In der That ist es nur der Chlorophyllfarbstoff, der direct unter der Dunkelheit leidet; wenn wir die Blätter frühzeitig ins Dunkle bringen, noch ehe grössere Mengen von Chlorophyllfarbstoff in ihnen gebildet sind, so treten gar keine Störungen an ihnen auf. So erklärt sich in den Versuchen 9 bis 16 der fundamentale Unterschied zwischen

den ganz und halberwachsenen Blättern einerseits, den im Knospenstadium befindlichen andererseits. Wie die tabellarische Zusammenstellung S. 453 und 454 zeigt, sterben die ersteren im Dunkeln regelmässig in kurzer Zeit ab, die anderen entwickeln sich zu etiolirten, im Dunkeln ausdauernden Blättern. Leider habe ich versäumt, specielle Beobachtungen darüber anzustellen, wann der kritische Punkt in der Entwickelung des Blattes erreicht wird, nach dessen Ueberschreitung es, in's Dunkle gebracht, unfehlbar zu Grunde geht, doch wurden mehrfach die jungen Blätter gemessen ehe sie mit dem ganzen Gipfel der betreffenden Pflanze der Dunkelheit ausgesetzt wurden, und aus diesen Angaben lässt sich wenigstens ungefähr der gesuchte Punkt entnehmen. Bekanntlich sind die Secundärstiele des Mimosenblattes in der Knospenlage von ihrem Anheftungspunkt am Primärblattstiele nach oben und innen umgeschlagen und legen dann bei der Entfaltung des Blattes einen Bogen von etwa 180° zurück, machen eine Bewegung wie die Klinge eines Taschenmessers, wenn sie geöffnet wird, und stellen sich in die Richtung des Primärstieles ein. Während dieser Nutationsbewegung wachsen sie noch, und dann erfolgt die Oeffnung der Blättchen, mit der auch der Beginn der Reizbarkeit coïncidirt. Nach Messungen an normalen, sich entfaltenden Blättern ist der Hauptblattstiel 15 bis 20 mm, die secundären Blattstiele 10 mm lang während der Nutationsbewegung, zur Zeit der Oeffnung der Foliola erstere 25 bis 30 mm, letztere 18 bis 20 mm. Im Dunkeln wuchsen Blätter mit 18 und 25 mm langen Primärstielen und 17 und 25 mm langen Secundärstielen zwar noch heran, aber sie gingen sehr rasch zu Grunde, während solche mit je 10 mm langen oder kürzeren Stielen zu ausdauernden etiolirten Blättern wurden. Diese Beobachtungen weisen unzweideutig darauf hin, dass mit der Entfaltung des Blattes, mit dem Beginn der geschilderten Nutationsbewegung die Empfindlichkeit des Blattes für die Verdunkelung beginnt und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass in jener Periode am Licht auch eine intensivere Ausbildung des Chlorophyllfarbstoffs von statten geht, die im Dunkeln verhindert wird.

Wenn die hier gegebene Erklärung der Reizbarkeit etiolirter Blätter im Dunkeln richtig ist, wenn wirklich einzig und allein

die mangelnde Ausbildung des Chlorophylls ihnen die Beweglichkeit giebt, oder umgekehrt das Vorhandensein von Chlorophyll normale Blätter im Dunkeln starr macht, dann scheint mir eine grosse Analogie zwischen dem Erfolg der Verdunkelung grüner Blätter und dem der Kohlensäureentziehung zu bestehen. Kohlensäureentziehung am Licht oder Einbringen in den dunkeln Raum müssen ja insofern denselben Effect haben, als beide der grünen Zelle, die an und für sich im Stande wäre, zu assimiliren, die Assimilation unmöglich machen; kann es uns da wundern, dass in beiden Fällen ähnliche Wirkungen bemerkt werden? Aufhören der Reizbarkeit, Störungen der periodischen Bewegung, schliesslich Absterben der Blätter, manchmal nachdem die Blättchen vergilbt sind, manchmal auch bei noch völlig grünen Blättchen, das sind die gemeinsamen Symptome bei beiderlei Eingriffen; die Unterschiede beschränken sich eigentlich darauf, dass die Zerstörung am Licht im kohlensäurefreien Raum viel rascher verläuft als im Dunkeln. Ich glaube daher aussprechen zu dürfen, dass die Beobachtungen von Dutrochet einerseits, von Vöchting andererseits ihre Erklärung dadurch finden, dass das Chlorophyll, wenn ihm die Gelegenheit der Assimilation genommen wird, Störungen erfährt, die in derselben oder in anderen Zellen weiterklingen und zu Starrheit und schliesslich zum Tod des ganzen Organs führen. Ich möchte aber ausdrücklich darauf hinweisen, dass von Pfeffer — wie oben bemerkt — diese Ansicht schon für die Dunkelstarre ausgesprochen wurde, und dass Rosen den Zusammenhang dieser Erscheinung mit der im kohlensäurefreien Raum beobachteten erkannt hat und beide auf eine Erkrankung des Chlorophylls zurückführte. Er sagt: „Das Chlorophyll assimilirt nicht im Lichte, wenn es aus den Chloroplasten ausgezogen ist, oder wenn diese getödtet wurden. Daher muss offenbar der Process der CO_2-Assimilation mit stofflichen Aenderungen im Chloroplasten verbunden sein; d. h. der Stoffwechsel im Chlorophyllkorn setzt sich aus zwei Reihen chemischer Erscheinungen zusammen, deren eine die Umwandlung der CO_2 zu Stärke ist. Fällt diese Reihe von Processen aus, so ist der Stoffwechsel der Chloroplasten natürlich gestört; Stoffe, welche sonst verbraucht werden, häufen sich in ihm an. Dies

Ueberschuss aber muss das Gleichgewicht der Zelle stören, er bedeutet eine Krankheit. Und in der That ist das Bild der in Folge von CO_2mangel sich abnorm ausbildenden oder gar abfallenden Blätter ein Krankheitsbild und sicher keine Erscheinung mangelhafter Ernährung. Lichtmangel erzeugt ein vollständig analoges Krankheitsbild .... Damit aber sind jene beiden Krankheiten auf ein und dieselbe Ursache zurückgeführt, auf die Anhäufung bestimmter Stoffe in Folge von Nichtverwendung bei dem Process der Assimilation und auf daraus resultirende Störungen im Stoffwechsel und im Wachsthum des ganzen Organs."

Man wird sich solchen oder ähnlichen Ansichten schwerlich entziehen können und damit eine Vermuthung aussprechen, die für die Theorie der Assimilation von grösster Wichtigkeit ist, dass nämlich eine Stoffbildung aus dem Chlorophyll jederzeit stattfindet und dass erst diese Stoffe — unter Mitwirkung des Lichtes — dem Kohlenstoff den Eintritt in die Pflanzensubstanz gestattet. Es wird Aufgabe speciell auf diesen Punkt gerichteter Versuche sein, solche Speculationen zu prüfen, hier ist nicht der Ort weiter auf dieselben einzugehen. Dagegen soll noch hervorgehoben werden, dass mit der oben auseinandergesetzten Ansicht von der Ursache der Dunkelstarre die Versuche von Bert (2) in rothem Licht sehr gut übereinstimmen; zeigen sie doch — wie ausführlicher bei Pfeffer 1875, S. 67, 68, nachzusehen ist —, dass für Erhaltung des Phototonus nicht diejenigen Strahlengattungen nothwendig sind, die sonst für Wachsthum und Bewegung der Pflanzen von Wichtigkeit sind, sondern diejenigen, welche für die Assimilation in erster Linie von Bedeutung zu sein scheinen. Mit der Assimilation aber hängt, um es noch einmal zu sagen, der Phototonus auf das innigste zusammen, nicht insofern, als etwa erst durch die Assimilation die nothwendigen Nährstoffe geliefert werden könnten, das Blatt andernfalls verhungern müsste, sondern insofern, als das Chlorophyll ohne Assimilation Störungen erleidet, die zu Schädigungen des ganzen Organs führen. — Den Begriff „Phototonus" kann man nunmehr, wenn man will, ganz entbehren, man kann ihn aber auch als eine bequeme Bezeichnung des thatsächlich normaler Weise nur am Licht erfolgenden beweglichen Zustandes des Laubblattes beibehalten.

3. Das grüne Blatt im Dunkeln und die Lehre von der Dunkelstarre.

Eine solche Deutung glaubte ich anfangs den Ergebnissen meiner Dunkelversuche nicht geben zu dürfen; mir schienen meine Resultate zuerst nicht die Pfeffer'sche Auffassung der Dunkelstarre zu bestätigen, sondern überhaupt der ganzen Lehre von der Dunkelstarre zu widersprechen. Ich fragte mich, ob denn die Existenz einer Dunkelstarre wirklich sicher feststehe. In den Sachs'schen, wie früher in den Dutrochet'schen Versuchen waren ganze Pflanzen ins Dunkle gestellt worden, und eine Wirkung des Nahrungsmangels musste bei ihnen nothwendig auftreten; wenn auch das rasche Auftreten der Dunkelstarre es nicht gerade wahrscheinlich erscheinen liess, dass sie eine Wirkung des Nahrungsmangels sei, so musste doch die Möglichkeit dieser Annahme zugegeben werden. Nun lagen ja aber die Pfeffer'schen Beobachtungen vor, nach denen ein einzelnes ins Dunkle eingeführtes Blatt ebenso rasch starr wird, wie eine in toto verdunkelte Pflanze, und man wird im allgemeinen der Ansicht sein, dass es einem solchen einzeln verdunkelten Blatt unmöglich an Nährstoffen fehlen könne, ihm solche vielmehr in Hülle und Fülle von der übrigen, am Licht befindlichen Pflanze geliefert werden müssten. Nach den oben besprochenen Erfahrungen an der Bohne und an der Mimosa konnte ich aber wohl vermuthen, dass einem solchen Blatte, so lange der Vegetationspunkt der Pflanze vorhanden ist und die von am Licht befindlichen Blättern producirten Stoffe an sich reisst, Nährstoffe fehlen und deshalb musste ich, um grüne Blätter unter mit den früheren Versuchen vergleichbaren Bedingungen im Dunkeln zu beobachten, nur ein oder zwei erwachsene Blätter einer im Uebrigen am Licht stehenden vollkommen entknospeten und entgipfelten Pflanze in die Dunkelkiste einführen. Bevor wir nun aber die Ergebnisse derartiger Versuche, also die Wirkung der Dunkelheit auf das einzelne grüne und von aussen her ernährte Blatt ins Ange fassen, sollen zunächst noch einige Fragen die sich an Versuche mit ganz verdunkelten Mimosen anknüpfen, kurz behandelt werden.

Da ist zunächst der Einfluss der Temperatur auf den Verlauf der Dunkelstarre zu erörtern. Wie schon oben erwähnt

wurde, stammen von Dutrochet die Beobachtungen, nach denen die Dunkelstarre um so schneller eintreten soll, je höher die Temperatur ist. In meinen Versuchen war von einer solchen Beziehung absolut nichts zu bemerken. So stammt z. B. der Versuch 23 aus dem August 1893, der durch grosse Hitze ausgezeichnet war, die Versuche 24—26 aus dem August 1894, der kühl und regnerisch war; im ersteren hat die Temperatur der Dunkelkiste vielfach 30° C. überschritten, im letzteren ist sie oft nicht ganz auf 20° C. gekommen. Trotzdem waren in den 3 Versuchen 1894 binnen 7—10 Tagen alle Blätter abgefallen, in dem heissen August (Versuch 23) 1893 dauerte es bis eben dahin 9 Tage. — Genau dasselbe Ergebniss aber hatten auch die Versuche von Sachs (1, c). Betrachtet man die Temperaturangaben in denselben etwas näher, so wird man gar keine Beziehungen zwischen der Höhe der Temperatur und der Zeit, die bis zum Eintritt der Dunkelstarre verstreicht, bemerken können; so ist in Versuch IV, bei recht niederer, nur zwischen 15 und 16,5° C. schwankender Temperatur, die Mimosa schon am 2. Tag in der Reizbarkeit der Blättchen stark geschwächt und am 4. Tag ganz starr, während die Pflanze des Versuchs III bei etwas höherer Temperatur am 4. Tage noch „alle Gelenke stark reizbar“ erhalten hatte. Noch sehr viel auffallender sind die Resultate mit Acacia lophantha. Im einen Versuch erlischt am 4. oder 5. Tag im Dunkeln die periodische Bewegung bei 15—19°, im anderen dauert sie bei 20—25° 12 Tage lang. Es folgt hieraus, dass die Behauptung Dutrochet's, bei höherer Temperatur trete die Dunkelstarre schneller ein als bei niedriger, nicht allgemein zutrifft, was Sachs mit den Worten „Nebenumstände, die sich nicht immer erkennen lassen, nehmen auf die Zeitverhältnisse grossen Einfluss“ (1, c, S. 98) andeutet. Schon in der Experimentalphysiologie aber hat Sachs die Dutrochet'sche Verallgemeinerung ohne weitere Anmerkungen citirt, und seitdem ist sie auch in anderen Lehrbüchern zu lesen. Bei einer erneuten Untersuchung der Dunkelstarre, die auch aus anderen Gründen recht nothwendig wäre, wird man auf diesen Punkt achten müssen und die Gründe für das oft recht ungleichartige Verhalten der Pflanzen im Dunkeln zu erforschen suchen.

In zweiter Linie ist dann der Einfluss der Entgipfelung und Entknospung auf die Dunkelstarre zu untersuchen. Ein Vergleich

des Versuches 24 mit 25 zeigt, dass ein solcher Einfluss nicht hervortritt, speciell, dass die Blätter der entknospeten Pflanze nicht später dunkelstarr wurden und länger am Leben blieben, als die der normalen Pflanze.

Drittens und letztens war dann die Bedeutung des Alters der verdunkelten Blätter für ihre Lebensdauer, sowie für die Bewegungen ihrer Primärstiele und Blättchen ins Auge zu fassen.

In den Versuchen 24—26 war die Lebensdauer der jungen Blätter im Dunkeln dieselbe wie der alten, in zahlreichen anderen Beobachtungen dagegen, von denen Versuch 23 nur ein Beispiel darstellt, fielen die ältesten Blätter sehr viel, oft mehrere Tage früher als die jüngeren ab.

Ueber die Bewegungen des Hauptblattstieles im Dunkeln liegen uns die ausführlichsten Angaben im 2. Theil von Paul Bert's „Recherches sur les mouvements de la sensitive“ vor. Freilich ist nur eine einzige Mimosa im Dunkeln beobachtet worden, und an dieser nur vier Blätter, von welchen noch eins zufällig zu Grunde ging, aber die Beobachtungen sind deshalb so ganz besonders werthvoll, weil sie fortlaufend sind und für jedes einzelne Blatt registirt wurden, während bis dahin immer mehr der allgemeine Habitus der ganzen Pflanze geschildert worden war. Den Gang des Hauptblattstiels hat Bert in Form einer Tabelle für drei Blätter und als Kurve für zwei Blätter mitgetheilt.

Aus seinen Beobachtungen können folgende Schlüsse gezogen werden:

1. Im Dunkeln treten bald Störungen auf, die auch nach Wiederkehr der Beleuchtung noch eine Zeit lang andauern.

2. Die Störungen bestehen darin, dass die nächtliche Erhebung des Blattstiels erst vermindert, dann ganz aufgehoben wird, so dass schliesslich der Blattstiel in tiefer Lage fixirt wird und unbeweglich verharrt, oft tiefer, als er bei der Lichtpflanze überhaupt jemals gekommen ist; am Licht beginnt dann das nächtliche Aufsteigen ganz allmählich wieder und steigert sich dann. Abgesehen davon aber zeigt die Kurve die grösste Aehnlichkeit mit der des am Licht befindlichen Blattes insofern, als die Lage des Maximums nach Mitternacht und des Minimums in den Abendstunden für die ersten Tage unverändert bleibt.

3. Dauernde Dunkelheit tödtet das Blatt, der Blattstiel erhebt sich, wenn die Last der Blättchen und secundären Blattstiele abfällt.

In meinen eigenen Beobachtungen am Blattstiel verdunkelter Mimosen konnten einerseits die Bert'schen Angaben nicht alle bestätigt werden, andererseits machte sich manchmal ein Einfluss des Alters des Blattes auf die Bewegung geltend, den Bert nicht beobachtet hat. Diesen Einfluss zeigen auf das Deutlichste die Kurven Fig. 2 u. 3, Taf. XVII, welche die Bewegungen aller Blattstiele der Versuchspflanze 23 aufzeichnen. Diese Pflanze war am 6. August in's Dunkle gebracht worden und am 8. August, an dem Tage, an welchem die Kurven beginnen, waren die drei ältesten Blätter 1—3 schon grösstentheils abgefallen; nur ihr Hauptblattstiel persistirte noch und zeigte die von Bert beschriebene Erhebung in Folge der Entlastung. Alle anderen Blätter fielen erst am 14. August ab. Ihre Bewegungen bis dahin waren die folgenden: Blatt 4 macht nur noch ganz unregelmässige Bewegungen, deren Amplitüde schon am 10. August so stark abnimmt, dass es fast unbeweglich ist (aber es wird nicht wie Bert behauptet in tiefer, sondern in hoher Lage fixirt!). Die Blätter 5, 6 und 7 zeigen noch recht deutlich die typische periodische Bewegung und weisen wenig unregelmässig das Maximum und Minimum auf; die Amplitüde nimmt aber rasch ab. Blatt 8 bleibt bis zum Schluss am beweglichsten. Auch in Versuch 26 wurden zwei Blätter in Bezug auf den Gang ihres Hauptblattstieles beobachtet. Das ältere wies eine dreitägige Nachwirkungsbewegung auf und war dann in tiefer Lage fixirt, das jüngere war von Anfang an unregelmässig. Diese Beobachtungen zeigen, dass im Allgemeinen eine Nachwirkungsbewegung im Dunkeln aufzutreten pflegt, dass aber die Verallgemeinerungen, die Bert aus seinen Beobachtungen an wenigen Blattstielen gezogen hat, nicht zutreffend sind. Auch in Millardet's Beobachtungen finden Bert's Angaben keine Stütze.

Eingehender als die Blattstiele wurden die Blättchen verfolgt. Abgesehen von einzelnen Unregelmässigkeiten ergab sich da eine ziemliche Gesetzmässigkeit und zwar dieselbe, die sich auch aus den Beobachtungen von Millardet ableiten lässt. Die ausserordentlich gründlichen Beobachtungen dieses Forschers

sind für uns von grosser Wichtigkeit, obwohl sie sich auf
mehr als zwei Tage erstrecken. Ich habe deshalb die Not
die Millardet S. 68—70 giebt, übersichtlich in den folge
Tabellen zusammengestellt, in welchen der Winkel angegeben
den die Blättchen miteinander bilden. Die Blätter sind u
kehrt wie in meinen eigenen Versuchen numerirt, das jün
Blatt ist mit 1 bezeichnet.

Versuch 1.

	1. Tag im Dunkeln						
	Vormittag			Nachmittag			
	5 h.	6¼ h.	7¾ h.	12½ h.	3 h.	5¼ h.	5¾ h.
Blatt 1	0	0	40	40	5	0	0
„ 2	0	80	45	55	35	15	0
„ 3	140	100	80	90	90	90	80
„ 4	140	160	140	140	140	140	90

Versuch 2.

	1. Tag im Dunkeln		2. Tag im Dunkeln				
	Nachmittag		Vormittag				Nachm
	7½ h.	11½ h.	2 h.	3 h.	4½ h.	6 h.	2 h
Blatt 1	0	0	0	0	0	0	[illegible]
„ 2	50	5	0	0	0	0	[illegible]
„ 3	100	40	0	0	0	0	4[illegible]
„ 4	140	90	15	0	0	0	5[illegible]
„ 5	150	120	80	25	0	0	15[illegible]
„ 6	160	120	90	50	0	0	17[illegible]

Versuch 3 und 4.

	1. Tag im Dunkeln								2. Tag im Dun			
	Vormittag					Nachmittag			Vormittag			Na
	4½ h.	5 h.	5½ h.	8¾ h.	11¼ h.	3¼ h.	7½ h.	11½ h.	2 h.	4 h.	6¼ h.	
Blatt 1	0	15	35	130	45	25	15	10	10	0	0	
„ 2	0	170	180	140	140	120	150	100	70	0	0	[illegible]

Als allgemeinstes Ergebniss lässt sich aus diesen Tabellen entnehmen, dass die Blättchen im Dunkeln sich nicht alle gleich verhalten, sondern je nach Alter verschieden, was bis dahin noch nicht bekannt war.

Im Einzelnen ergiebt sich:

1. Je jünger ein Blatt ist, desto später öffnet es sich am ersten Tag im Dunkeln (Versuch 1), desto weniger weit gehen seine Blättchen auseinander (Versuch 1—4) und desto früher schliessen sie sich wieder (Versuch 1, 2). Mit anderen Worten, in alten Blättern ist die Periodicität mehr befestigt als in den jungen, was ohne Weiteres begreiflich ist.

2. Am zweiten Tag erfolgt die Eröffnung der Blättchen erst in den späteren Vormittagsstunden, doch lassen uns leider für alle weiteren Details die Tabellen schon im Stich.

Von meinen eigenen Versuchen hebe ich namentlich No. 26 hervor, mit dem übrigens die anderen in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen. Die ältesten Blätter zeigten hier anfangs normale periodische Bewegung, ihre Blättchen öffnen sich am Morgen und schliessen sich im Laufe des Nachmittags; bald aber verspätet sich die Schliessbewegung und nach kurzer Zeit hört die Bewegung ganz auf; im unbeweglichen Zustand können sie noch kürzere oder längere Zeit am Leben bleiben, bis sie dann abfallen. Je jünger die Blätter sind, desto später öffnen sich in den ersten Tagen ihre Blättchen, ja am jüngsten Blatt bleiben häufig am ersten Tag die Blättchen ganz geschlossen; desgleichen erfolgt bei diesen jungen Blättern keine sehr starke Oeffnung und schon früh am Tage wieder der Schluss der Blättchen; allmählich nimmt dann sowohl die Dauer des Offenseins wie auch der Oeffnungswinkel zu, und es fällt gewöhnlich das ganze Blatt ab, noch ehe die periodische Bewegung an ihm erloschen ist. — Auch die Reizbarkeit pflegt im Allgemeinen früher an alten Blättern als an jungen und zuerst in den Blättchengelenken, dann erst im Hauptgelenk zu erlöschen; die überhaupt weniger empfindlichen secundären Gelenke wurden meist nicht in Betracht gezogen. Es verdient aber im Gegensatz zu älteren Angaben hervorgehoben zu werden, dass durchaus nicht immer zuerst die Reizbarkeit für Berührung, dann erst die periodische

Bewegung erlischt, vielfach habe ich auch den umgekehrte
beobachten können.

Das Ergebniss dieser Versuche ist für den Erfolg, den
bei Verdunkelungsversuchen mit einzelnen an der entknosp
Pflanze befindlichen Blättern erwarten wird, nicht ohne Bedeu
man wird zwischen jungen und alten Blättern untersch
müssen. Mit Ausnahme eines einzigen Falles (Versuch 22) v
nur mit jungen Blättern experimentirt: gewöhnlich wurde
dem jüngsten erwachsenen Blatte der Stengel abgeschnitten,
der Theil der Pflanze, der das jüngste Blatt oder die zwei jün
Blätter trug, in die Dunkelkiste eingeführt.

Die Versuche 18 und 19 wurden in ungünstiger Jahr
— October 1893 — ausgeführt. In Versuch 18 stirbt das ä
der zwei eingeführten Blätter am zehnten Tage, das jünger
gegen ist am 14. Tage zwar starr, aber noch mit seinen Blät
versehen. In Versuch 19 stirbt das ältere am neunten Tage
jüngere ist am 16. Tage noch am Leben und sogar rei
Diese Versuche wurden wegen schlechten Wetters, unter
auch die ausserhalb der Dunkelkiste befindlichen Blätter
gelitten haben, abgebrochen. Versuch 17 wurde dagegen
sehr günstigen äusseren Verhältnissen im August 1893 ausge
und es waren die beiden ins Dunkle eingeführten Blätter
noch am 14. Tage der Verdunkelung am Leben, wenn auch s
Störungen an einem derselben wahrgenommen wurden. Die
barkeit war noch vollkommen erhalten und die periodische
wegung war in der ganzen Zeit recht regelmässig weiter gega
Für die Hauptblattstiele muss auf die beiden Curven F
hingewiesen werden, in welchen Maximum und Minimum
Blattstielerhebung mit ziemlicher Regelmässigkeit zu den übli
Zeiten sich verzeichnet findet. Die Fig. 6, welche für
beiden letzten Beobachtungstage in zweistündigen Intervallen
Stand der Blattstiele derselben Blätter aufzeichnet, lässt de
erkennen, dass durch so häufige Beobachtung der typische
einer Blattstielcurve nur deutlicher hervortritt. Ferner sin
speciellen Theil noch eine Menge von Daten zu finden,
welchen hervorgeht, wie regelmässig die Secundärblattstiele
welche hier ausnahmsweise geachtet wurde, und die Blät
auch am letzten Beobachtungstag im Dunkeln sich weite

wegten, fast als ob sie dem Licht exponirt wären. Leider konnte ich diesen Versuch nicht weiter verfolgen, weil ich von Strassburg abreiste.

In einem anderen Versuch (22a), der gleichzeitig mit Versuch 18 und 19 ausgeführt wurde, kam das jüngste Blatt einer unentknospeten Mimosa, aber auch nur dieses einzelne Blatt, in's Dunkle. Es verlor schon am zehnten Tage, also zur gleichen Zeit wie ganz verdunkelte Pflanzen und viel früher als die Blätter in Versuch 17 und 19, seine Blättchen. Daraus scheint hervorzugehen, dass die Entfernung der Knospen für die längere Erhaltung der Lebensdauer grüner, verdunkelter Blätter der Mimosa von Wichtigkeit ist. Auf Grund dieser Ergebnisse neigte ich zuerst der Ansicht zu, dass man bei ganz günstigen äusseren Verhältnissen, also wenn man viele Blätter am Licht assimiliren und von diesen nur ein einziges grünes Blatt im Dunkeln ernähren lässt, grüne Blätter dauernd oder wenigstens ebenso lange als etiolirte im Dunkeln erhalten könne, mit anderen Worten, dass die Dunkelstarre doch ganz anders aufzufassen sei, nämlich als eine Folge ungenügender Ernährung.

Leider standen mir im Sommer 1894, als zur Prüfung dieser Ansicht die Versuche 20 und 21 unternommen wurden, nicht so grosse und schöne Mimosen zur Verfügung, als ich es wohl gewünscht hätte, und war auch das Wetter nicht das beste. Wenn also in Versuch 20 das grüne Blatt am zwölften Tage und in Versuch 21 gar schon am zehnten Tage im Dunkeln zu Grunde ging, so wird man darin keinen directen Widerspruch gegen die Versuchsresultate vom Jahre 1893 erblicken können, die Frage jedoch, wie lange ein grünes Blatt unter günstigsten Umständen im Dunkeln am Leben erhalten werden kann, muss offen bleiben. Die Versuche 20 und 21 verlieren aber dadurch nicht an Interesse; sie sind gleichzeitig mit dem früher schon besprochenen Versuch 14, in derselben Dunkelkiste, unter denselben äusseren Umständen angestellt; in diesem Versuch hatte sich Blatt 2 am 1. August, Blatt 3 am 6. August im Dunkeln entfaltet, beide lebten noch einen Monat später, hatten also im Dunkeln eine Lebensdauer, mit der sich die der grünen Blätter der Versuche 20 und 21 nicht messen kann.

Nach diesem Ergebniss muss die Ansicht, die Dunkelstarre

sei durch Ernährungsstörungen verursacht, zurückgewiesen werden, und die oben näher begründete Anschauung über das Wesen der Dunkelstarre als die allein berechtigte bezeichnet werden. Weitere Untersuchungen aber sind dringend von Nöthen, sie werden dann auch festzustellen haben, ob wirklich, wie das Versuche 17 und 19 nahelegen, reichlich von aussen zufliessende Assimilate, die im Dunkeln im Chlorophyll auftretenden Störungen repariren können und wie lange sie das vermögen. — Dass ein Strom von Nährstoffen die Chlorophyllzerstörung im Dunkeln aufhalten kann, das zeigen auch die Beobachtungen von Busch (1) an partiell verdunkelten Phaseolusblättern. Wenn an diesen die Mitte allein oder die Basis allein verdunkelt war, so gingen im Mesophyll der verdunkelten Stellen die Chlorophyll-Körner rasch zu Grunde, an den Rippen aber, d. h. an den Stellen, wo sich die im belichteten Blatttheil entstandenen Assimilate vorbeibewegten, blieben sie erhalten. Busch freilich deutet diese interessante Thatsache ganz anders, als das hier geschieht. Er ist nämlich zu der Ueberzeugung gekommen, dass die Zerstörung des Chlorophylls keine primäre Dunkelheitswirkung ist, sondern dass das Chlorophyll als solches auch im Dunkeln beliebig lange persistiren kann, vorausgesetzt dass dabei die Zelle selbst am Leben bleibt, dass dagegen, wenn das Chlorophyll im Dunkeln zerstört wird, dies nur eine secundäre Erscheinung ist, die in Begleitung des durch den Lichtmangel bedingten Absterbens der Zellen eintritt, als Symptom der Entleerung, die hier dem Tode vorangeht, analog wie die Zerstörung des Chlorophylls bei der herbstlichen Entleerung der Blätter. — Einen Beweis dafür, dass das Verschwinden des Chlorophylls in Folge des Absterbens der Zellen eintritt, hat Busch aber nirgends erbracht.

4. Periodische Bewegung im Dunkeln.

Fast noch mehr als die Reizbarkeit für Berührung, die gleich beim ersten Versuche mit dem ins Dunkle eingeführten Mimosengipfel auffällt, überraschen die periodischen Bewegungen etiolirter Blätter im Dunkeln, die sich ihrer Zeitdauer nach sofort als mit der Tagesperiode am Licht befindlicher Blätter identisch erweisen. Es wird nicht nöthig sein, diese Behauptung

durch Beispiele zu illustriren, ein Blick in das Protocoll der Versuche 9—16 lässt überall die Richtigkeit derselben für alle drei Gelenke erkennen; ferner zeigt der Versuch 17, dass auch die grünen verdunkelten Blätter einer im übrigen am Lichtwechsel gehaltenen Pflanze dieselbe regelmässige Periodicität aufweisen. Während nun der letztere Fall die Annahme gestattet, es läge nur eine lange und auffallend regelmässige Nachwirkung vor, zeigt der erstere, dass die Tagesperiode im Dunkelraum auch inducirt werden kann, dass sie auch an Blättern auftritt, die im Knospenzustand in's Dunkle gebracht worden waren, also zu einer Zeit, als wenigstens äusserlich noch absolut keine Periodicität an diesen Organen zu erkennen war.

Leider ist es mir bis jetzt noch nicht geglückt die Ursache dieser Erscheinung zu ergründen, da namentlich die Versuche des Sommers 1894 mit sehr wenig Erfolg durchgeführt wurden, was sich zur Genüge aus dem schlechten Allgemeinbefinden der Mimosen erklärt. Ich hoffe aber im kommenden Sommer auf diesen Gegenstand zurückkommen zu können und behandele deshalb hier die verschiedenen Möglichkeiten nur ganz kurz.

Am nächsten lag natürlich die Annahme, die Periodicität in unseren Dunkelkästen werde durch dasselbe Agens inducirt wie unter gewöhnlichen Umständen, d. h. es finde ein Helligkeitswechsel in den Dunkelkästen statt. Namentlich anfangs war keinerlei Sorge getroffen das Eindringen des Tageslichtes in die Kästen ganz zu verhindern, und das Etiolement der Blätter ist selbstredend kein Beweis für vollkommenen Lichtausschluss. Wie geringe Lichtintensitäten noch eine paratonische Wirkung haben, wie geringe Lichtschwankungen noch die nyctitropischen Bewegungen zu unterhalten im Stande sind, dass wissen wir nicht, wir können nur auf die heliotropischen Erscheinungen, als auf einen eventuellen Analogiefall hin weisen. Und da haben die Beobachtungen von Wiesner (1) und Figdor (1) dargethan, wie ausserordentlich geringe Lichtintensitäten die Reizschwelle heliotropischer Bewegung darstellen, und es ist schon seit langer Zeit bekannt, dass diese Reizschwelle bei etiolirten Pflanzen tiefer liegt als bei grünen, dass also erstere auf viel geringere Lichtintensitäten reagiren als letztere. So könnte also eine geringe Morgens in die Kiste einfallende Lichtmenge die Oeffnungs-

bewegung der Blättchen induciren und durch fortgesetzte Wiederholung die Periodicität im Dunkeln bewirken. Dann müsste also bei vollkommenem Lichtabschluss die periodische Bewegung zum Stillstand gebracht werden. Von diesem Gesichtspunkt aus wurde für möglichste Lichtdichtigkeit der Dunkelkisten gesorgt. Erst wurde die grosse Dunkelkiste hergestellt, und in dieser die Pflanze selbst durch einen über sie gestülpten Recipienten aus Schwarzblech völlig vor Licht geschützt (Versuche 10, 11). Die Dunkelblätter erhielten also dann nur während der kurzen Beobachtungen Licht, zeigten aber ganz genau dieselbe Periodicität wie andere, in weniger dunklen Räumen befindliche. Im Sommer 1894 wurde dann mit der grossen und mit kleinen Dunkelkisten experimentirt, die durch Auskleidung mit Pappe und durch doppelte Deckel besonders lichtdicht gemacht waren (Versuche 14—16), — das Resultat war dasselbe. Leider traten an einem Blatte, das in einem Raum von genauer controlirter Dunkelkeit war, aus anderen Gründen Störungen ein, so dass der Versuch seinen Zweck nicht erfüllte. Hier war die Dunkelkiste in geeigneter Weise mit einer photographischen Platte verbunden und kann mit Sicherheit ausgesagt werden, dass die in ihr herrschende Dunkelheit eine möglichst grosse war (Versuch 12). Aber wenn auch dieser Versuch gelungen wäre, so könnte er doch nicht jeden Zweifel benehmen, denn wenn auch die photographische Platte kein Licht mehr anzeigt, einen „absolut dunkeln" Raum können wir doch nicht herstellen.

Es musste also direct geprüft werden, ob denn in der That schon so ganz minimale Lichtmengen eine paratonische Wirkung haben. Die betreffenden Versuche sind noch etwas primitiv und sollen, in geeigneter Weise verbessert, wiederholt werden. In Versuch 13 wurde Nachmittags 4 h. (am 9. August), als beide Blätter schon in Schlafstellung waren, der Deckel des Pappkastens geöffnet, so dass der Innenraum des Kastens von diffusem Licht erleuchtet und jedenfalls viel heller war als je zuvor. Obwohl diese Beleuchtung 1½ Stunden lang stattfand, war doch an keinem der Blätter eine Oeffnung der Blättchen zu bemerken und auch am nächsten Tage blieb die Periodicität die alte. Wenn dann am zweitfolgenden Tage das ältere Blatt Nachmittags eine Oeffnungsbewegung machte, so durfte dieselbe nicht mit der Beleuchtung

vom 9. August in Zusammenhang gebracht werden, denn das Blatt war alt und im Begriff abzusterben, und unter solchen Umständen habe ich stets Unregelmässigkeiten in der periodischen Bewegung constatirt. Am 12. August wurden dieselben Blätter Nachts von 10 bis gegen 12 h. mit einer unmittelbar vor dem Dunkelkasten stehenden Stearin-Kerze beleuchtet, wiederum ohne Erfolg, und am 14. August Vormittags wurde der Deckel des Kastens geöffnet, etwa eine Stunde vor dem durch frühere Beobachtungen festgestellten Beginn der Tagstellung, ohne dass dieselbe deshalb zeitiger eingetreten wäre als sonst. Es muss hier noch auf einen Versuch aufmerksam gemacht werden (Versuch 27), der allerdings mit Acacia lophanta angestellt wurde, der aber doch hier behandelt werden kann, da diese Pflanze sich ganz genau ebenso verhielt wie die Mimosa. Von Wichtigkeit ist in demselben:

1. Die periodische Bewegung blieb vollkommen erhalten, nachdem die zwei Blätter in einer sehr dunklen Kiste untergebracht worden waren und fünf Tage lang gar keine Beobachtungen angestellt waren, damit jeder Lichteintritt vermieden würde.

2. Beleuchtung der Blätter Nachts von ½11—2 h. mit einem Nachtlicht in einer Entfernung von 1,2 m hatte keinen Erfolg.

3. Sehr starke nächtliche Beleuchtung mit zwei in ganz geringer Entfernung von der Pflanze aufgestellten Auerbrennern bewirkt erst in einer Stunde ein Oeffnen der Blättchen.

Nach alle dem halte ich es zwar nicht für ganz ausgeschlossen, aber doch in hohem Grade für unwahrscheinlich, dass die täglich Morgens in den Dunkelkisten stattfindende Oeffnungsbewegung durch von aussen eindringendes Licht bewirkt wird.

Man könnte nun in zweiter Linie daran denken, dass die Periodicität der erwachsenen grünen Blätter im Dunkeln (Versuch 17) trotz ihrer grossen Regelmässigkeit doch nur als eine Nachwirkungsbewegung aufzufassen sei, und dass auch in den etiolirten Blättern eventuell schon zu der Zeit als sie noch winzige Anlagen am Vegetationspunkt waren, eine Periodicität inducirt worden sei, die nun nachwirke. Diese Vorstellung scheint mir eine sehr geringe Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, und

ich will nicht länger bei ihr verweilen. Dann scheint mir aber nur noch eine Möglichkeit übrig zu bleiben, nämlich, dass von den am Lichtwechsel gehaltenen Blättern aus ein Reiz zu den im Dunkeln befindlichen geleitet wird und dort die periodischen Bewegungen auslöst. Eine besondere Schwierigkeit steht dieser Anschauung nicht im Wege, da ja jetzt mit Sicherheit die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes festgestellt ist (Rothert 1), doch bedarf dieselbe einer experimentellen Prüfung. Gelingt es durch geeignete Beleuchtungsversuche die Periode der am Licht befindlichen Blätter um zwölf Stunden zu verschieben, und wird dadurch auch im Dunkeln eine zwölfstündige Verschiebung der Periode erzielt, dann ist diese Vermuthung bestätigt, bleibt dagegen im Dunkeln die periodische Bewegung in ihrem alten Gang, dann müssen wir nach einer anderen Erklärung derselben suchen. — Solche Versuche habe ich im verflossenen Sommer schon in Angriff genommen, doch ohne günstigen Erfolg, ich hoffe im nächsten mit ihnen fortfahren zu können.

IV. Versuche mit anderen Objecten.

Es war mir von grossem Interesse zu sehen, ob die Reizbarkeit auch bei anderen Pflanzen im Dunkeln auftrete. Zahlreiche Versuche habe ich mit Oxalis Deppei und lasiandra angestellt, welche ja beide durch reizbare Blättchen ausgezeichnet sind. Ich hoffte dabei auch die Frage entscheiden zu können, ob die Reizbarkeit auch dann auftritt, wenn die ganze Pflanze sich im Dunkeln befindet. Doch in der Meinung, die mit Reservestoffen erfüllten Oxaliszwiebeln würden im Dunkeln schöne Blätter entfalten, wurde ich gründlich getäuscht. Auch wenn man auftretende jüngere Blätter so oft als möglich entfernt und nur ein einziges Blatt sich entfalten lässt, erzielt man weiter nichts als ein unerwünschtes Längenwachsthum des Blattstiels, während die Lamina in keinem einzigen Fall zur Entfaltung kam und dementsprechend auch keine Reizbarkeit zeigte. Auch wenn man einzelne Blätter an das Licht leitet und sie dort assimiliren lässt, kommen im Dunkeln die etiolirten Blätter nicht ganz zur Entfaltung.

Weitere vergebliche Versuche wurden mit Mimosenkeimlingen angestellt. Die Kotyledonen sind am Licht bekanntlich etwas für Berührung reizbar und zeigen schöne periodische Bewegung. Die Kotyledonen der im Dunkeln erzogenen Keimlinge waren nicht reizbar, blieben überhaupt meistens mit ihren Oberseiten aneinander gelegt.

Mit einer nicht reizbaren Pflanze, mit Acacia lophanta dagegen wurden alle wichtigeren mit der Mimosa angestellten Versuche wiederholt und sie ergaben, was die periodischen Bewegungen der Blättchen betrifft, durchaus dieselben Resultate, wie sie bei dieser ausführlich erörtert wurden. Auf Versuch 27, der die Entwickelung, Lebensdauer und periodische Bewegung etiolirter Blätter behandelt, ist schon hingewiesen worden. In den Versuchen 28 und 29 wird gezeigt, dass grüne Blätter im Dunkeln nach kürzerer oder längerer Zeit starr werden, auch wenn keine Knospen mit ihnen concurriren und wenn ihnen von am Licht befindlichen Blättern Nährstoffe zuströmen, und die Versuche 30 und 31 weisen die vollkommene Uebereinstimmung im Verhalten von Acacia und Mimosa nach, wenn die Pflanzen ganz im Dunkeln stehen; nur pflegen bei Acacia die Blätter, nachdem sie starr geworden sind, noch längere Zeit am Leben zu bleiben als bei Mimosa. — Schliesslich muss hier noch auf die periodischen Bewegungen der Bohnenblätter im Dunkeln aufmerksam gemacht werden, über welche das Nähere aus dem speciellen Theil zu entnehmen ist.

Zum Schluss wollen wir die wichtigsten Ergebnisse unserer Untersuchung in die folgenden Sätze zusammenfassen.

V. Zusammenstellung der Resultate.

1. Stoffe, die in beleuchteten Theilen der Pflanze entstanden sind, können in verfinsterten Theilen derselben sowohl zur Ausbildung neuer Organe, als auch zur Fortbildung schon angelegter verwendet werden. Speciell braucht das Blatt, um seine normale Grösse zu erlangen, durchaus keiner specifischen Stoffe, sondern es kommt mit den gleichen aus, die auch zur Anlage junger Blätter am Vegetationspunkt dienen.

2. Will man ein Laubblatt im Dunkeln auf Kosten von aussen her zugeführter Substanz zu normaler Grösse heranwachsen lassen, so muss man es der Concurrenz mit anderen jugendlichen Organen entziehen.

3. Ein solches etiolirtes Blatt wird im Dunkeln für Berührung reizbar — wenn die Pflanze unter normalen Bedingungen reizbar ist — und macht regelmässige periodische Bewegungen, die aus noch nicht aufgeklärten Gründen mit der Tagesperiode normaler, am Lichtwechsel befindlicher Blätter übereinstimmt.

4. Das im Dunkeln gebildete und im Dunkeln bleibende Blatt kann also, ohne zu assimiliren, normale Grösse und Function erlangen.

5. Anders verhält sich das am Licht entstandene Blatt. Von dem Moment an, wo es sich entfaltet und ergrünt, vermag es dauernd nur unter solchen Bedingungen zu gedeihen, die ihm die Assimilation gestatten, es geht also sowohl im dunklen Raum, als auch im kohlensäurefreien Raum am Licht rasch zu Grunde.

6. Da nun, soweit wir wissen, das am Licht erwachsene Blatt sich von dem im Dunkeln gebildeten nur durch den Besitz des Chlorophyllfarbstoffes unterscheidet, so muss der Chlorophyllfarbstoff direct von der Assimilationsthätigkeit abhängen, während das Blatt nur indirect von derselben abhängt.

7. Ueber die Art und Weise dieser indirecten Abhängigkeit wissen wir nichts Thatsächliches, doch hat die folgende Hypothese eine gewisse innere Wahrscheinlichkeit. Man muss annehmen, dass das Chlorophyll, wenn es nicht assimiliren kann, pathologischen Veränderungen unterworfen ist, die dann ihrerseits zur Krankheit der chlorophyllführenden Zelle, schliesslich des ganzen Organs führen. Die pathologischen Veränderungen machen sich am schnellsten bei Lichtzutritt — im kohlensäurefreien Raum — geltend, langsamer schon in der Dunkelheit und am langsamsten anscheinend dann, wenn dem verdunkelten Blatt Nährstoffe von aussen zukommen.

8. Diese Sätze haben Giltigkeit für die untersuchten Leguminosen: Phaseolus multiflorus, Acacia lophanta und Mimosa pudica. Sie werden gewiss noch für viele andere

Pflanzen gelten, sicher aber nicht für alle, wie die Erfahrungen mit Oxalis zeigen. — Die bisher festgestellten Thatsachen weisen darauf hin, dass von den gegen Dunkelheit und Kohlensäuremangel empfindlichsten Pflanzen (Mimosa) alle Uebergänge bis zu recht unempfindlichen (Buche, cfr. Jost, 1) existiren. Da aber erst wenige derartige Thatsachen bekannt sind, so wurde auf eine Zusammenstellung derselben einstweilen verzichtet.

Literatur.

Amelung, 1. Ueber Etiolement, Flora 1894.

Batalin, A., 1. Ueber die Wirkung des Lichtes auf die Entwickelung der Blätter. Bot. Ztg. 1871, Spalte 675.

Bert, Paul, 1. Recherches sur les mouvements de la sensitive, Paris 1867. (Extr. d. Mém. de la Soc. des sc. phys. de Bordeaux, 3 cahier, 1866).

— —, 2. id. — 2e. mémoire, wohl ebenda erschienen, datirt vom 20 févr. 1870.

Busch, H., 1. Untersuchungen über die Frage, ob das Licht zu den unmittelbaren Lebensbedingungen der Pflanzen oder einzelner Pflanzenorgane gehört. Erlanger Inaug.-Dissert., Leipzig 1889.

Dutrochet, 1. Recherches sur la structure des animaux et des végétaux, 1824.

Figdor, W., 1. Versuche über die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. (Sitzungsber. Wiener Akad. 1893.)

Frank, A. B., 1. Lehrbuch der Botanik, Bd. I, Leipzig 1892.

Godlewski, E., 1. Abhängigkeit der Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern von dem Kohlensäuregehalt der Luft. Flora 1873.

— —, 2. Zur Kenntniss der Ursachen der Formänderung etiolirter Pflanzen. Botan. Ztg. 1879, S. 81 ff.

Jost, 1. Ueber den Einfluss des Lichtes auf das Knospentreiben der Rothbuche. Berichte der Deutschen botan. Gesellschaft, 1894.

— —, 2. Ueber Beziehungen zwischen der Blattentwickelung und der Gefässbildung in der Pflanze. Botan. Zeitung, 1893.

Millardet, A., 1. Nouvelles recherches sur la périodicité de la tension (Mém. de la Soc. des sc. nat. de Strasbourg, VI), 1869.

Pfeffer, W., 1. Physiologische Untersuchungen, Leipzig 1873.

— —, 2. Die periodischen Bewegungen der Blattorgane, Leipzig 1875.

— —, 3. Pflanzenphysiologie, Leipzig 1881.

Rosen, F., 1. Ueber Beziehungen zwischen der Function und der Ausbildung von Organen am Pflanzenkörper. 71. Jahresbericht der schlesischen Gesellschaft für vaterl. Kultur. II, b. Botanik. Sitzung vom 14. December 1893, S. 33—42.

Sachs, J. v., 1. Gesammelte Abhandlungen, Bd. 1, Leipzig 1892.

a) Ueber den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. (Botan. Ztg., 1863.)

b) Wirkung des Lichtes auf die Blüthenbildung unter Vermittelung der Laubblätter. (Botan. Ztg., 1864.)
c) Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane. (Flora, 1863.)
Sachs, J. v., 2. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1. Aufl., Leipzig 1882.
Vöchting, H., 1. Ueber die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit. Botan. Zeitung 1891, Sep.-Abdr.
Wiesner, J., 1. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. I. Wien 1878 (Denkschriften der Akademie).

Figuren-Erklärung.

Sämmtliche Figuren sind Kurven, welche die Bewegungen von Blattstielen darstellen.

Fig. 1. ——— (ausgezogene Kurve) Blatt 5, Versuch 11.
- - - - - - (gestrichelte Kurve) Blatt 4 des Versuches 11a, der im speciellen Theil nicht mitgetheilt ist, weil er mit Versuch 11 gleichzeitig und mit demselben Erfolg ausgeführt wurde.

Fig. 2. ——— (ausgezogene Kurve) Blatt 8; - - - - - - (gestrichelte Kurve) Blatt 7; . . . . . . (punktirte Kurve) Blatt 6, Versuch 23.

Fig. 3. ——— (ausgezogene Kurve) Blatt 5; - - - - - - (gestrichelte Kurve) Blatt 4; . . . . . . (punktirte Kurve) Blatt 3—1, Versuch 23.

Fig. 4. Zwei Blätter aus Versuch 17; oben das junge, unten das alte.

Fig. 5. Fortsetzung von Fig. 1, in anderem Maassstab.

Fig. 6. Fortsetzung von Fig. 4, in anderem Maassstab.

Berichtigung über die correlative Beschleunigung des Wachsthums in der Wurzelspitze.

Von

W. Pfeffer.

Aus Versuchen, welche freilich nicht die Hauptaufgabe meiner Studien „Ueber Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, 1893“ bildeten, schien sehr schlagend hervorzugehen, dass das Längenwachsthum der Wurzelspitze sehr ansehnlich beschleunigt wird, wenn in der übrigen Wurzel die Zuwachsbewegung mechanisch gehemmt ist (p. 342). Leider bin ich aber durch ein, freilich sehr merkwürdiges Spiel des Zufalls getäuscht worden, denn in Wirklichkeit kommt, wie ich hier berichtigen will, die fragliche Wachsthumsbeschleunigung nicht zu Stande.

Zu dem irrigen Schlusse führten Versuche, in welchen die Wachsthumsvertheilung mikrometrisch an solchen Wurzeln gemessen wurde, die in möglichst consistente Gelatine eingeschmolzen waren. Diese Methode musste natürlich voraussetzen, dass die Tuschmarken beim Wachsen in Gelatine nicht abgestreift werden. Thatsächlich kommt sowohl Haften wie Abstreifen vor, ein tückisches Zusammentreffen hat es aber gewollt, dass in allen zur Controle vorgenommenen Versuchen die Marken an der Wurzel fixirt blieben, dagegen an der Gelatine in allen den Versuchen hafteten, die zur Ermittelung der Wachsthumsvertheilung angestellt wurden.

Trifft letzteres zu, so bleiben die Marken, abgesehen von den elastischen Dehnungen der Gelatine, unverrückt, während

die wachsende Wurzel an ihnen vorbeigleitet. Demgemäss vergrössert sich der Abstand zwischen dem Scheitelpunkt der Wurzel und der nächsten Tuschmarke um den gesammten Zuwachs der Wurzel. Und da ich in dem Vertrauen auf das Resultat verschiedener Controlversuche auf ein Haften der sehr feinen Tuschmarken rechnen musste, wurde mir so ein beschleunigtes Wachsen der Wurzelspitze vorgetäuscht.

Es hat keinen Sinn jetzt noch auf die erwähnten Controlversuche einzugehen. Wie sehr aber die Erfolge auf meine Täuschung berechnet waren, das vermögen auch die mitgetheilten Resultate zu verrathen. Denn während in allen Versuchen XXVIII—XXXII (p. 463 meiner Arbeit), welche auf Ermittelung des Wachsthums in der äussersten Wurzelspitze berechnet waren, die Wurzel an den Marken vorbeiglitt, blieben in Versuch XXXII B gerade diejenigen Marken haften, welche erst nach sechs Stunden dazu dienten, die Wachsthumsvertheilung in dem Spitzentheil zu ermitteln. Jetzt, nachdem inzwischen die Spitze um 2,56 mm in der Gelatine vorgerückt war, ergab sich die wahre Vertheilung des Wachsthums, d. h. eine solche, wie sie ebensowohl an den in Gelatine eingeschmolzenen, als an den in Wasser befindlichen Wurzeln besteht. Unter der irrigen Annahme, das Wachsthum sei bei Beginn auf die Spitze localisirt gewesen, führte dieses Resultat folgerichtig zu dem Schlusse, dass in dem Maasse wie der in der Gelatine gleitende Spitzentheil verlängert wird, die normale Vertheilung des Wachsens sich wieder herstellt. Diese normale Vertheilung ergaben sogleich diejenigen Wurzeln, welche in die erstarrte Gelatine eingestossen wurden, die an dem umgebenden Medium also weniger hafteten, als die eingeschmolzenen. Diese eingestossenen Wurzeln lehren auch, das gut hergestellte Tuschpünktchen beim Gleiten in der Gelatine an der Wurzel zu haften pflegen. (Vergl. Versuch XXXIII, p. 468.)

Die Wiederholung und Erweiterung meiner Versuche führten uns aber auf Thatsachen, deren weitere Verfolgung die schon gekennzeichneten Ursachen meiner Täuschung aufdeckten und feststellten, dass durch Einschmelzen in Gelatine die Wachsthumsvertheilung in der Wurzel nicht wesentlich verändert wird. Vielmehr wird die Spitze in üblicher Weise vorwärts gestossen,

sobald der allmählich anschwellende Aussendruck zur Ueberwindung des entgegenstehenden Widerstands ausreicht.[1])

Aber auch dann, wenn das Wachsthumsbestreben der Streckungszone durch geeignetes Eingipsen gehemmt wurde, kam in dem aus dem Gipsverband hervorstehenden Spitzentheil von etwa 1 mm Länge eine Wachsthumsbeschleunigung nicht zu Wege. Näheres über diese und über anschliessende Studien wird fernerhin Herr Hering berichten. Ich bemerke hier noch, dass es besonderer Maassnahmen bedurfte, um das Gleiten des subapicalen jugendlichen Theiles im Gipsverband zu verhindern.[2])

Die Nichtexistenz der seiner Zeit von mir angenommenen Wachsthumsbeschleunigung in der Wurzelspitze ändert indess nichts an den anderweitigen Schlussfolgerungen in meinen Studien über „Druck- und Arbeitsleistung“, da Versuche und Schlüsse gar nicht an eine specifische Verschiebung der Vertheilung des Wachsens gekettet waren.

Auch ist in meiner Arbeit (p. 268, 352) hervorgehoben, dass beschleunigtes Wachsen wohl den zeitlichen Verlauf, nicht aber die endliche Intensität der Druckentwickelung bestimmt. Somit wird u. A. die Wurzelspitze mit Hilfe ihres langsamen Wachsthums allmählich auch dann die höchste Aussenleistung erzielen, wenn ein Fortschieben durch die subapicale Region völlig ausgeschlossen ist.

---

1) Pfeffer, l. c., p. 284.

2) Pfeffer, l. c., p. 272.

Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen

mit besonderer Berücksichtigung

der inneren Parenchymscheide.

Von

Martin Rikli aus Basel.

Mit Tafel XVIII u. XIX.

Einleitung.

Die unmittelbare Veranlassung vorliegender Arbeit war eine Figur nebst kurzer Notiz aus dem in seiner Art klassischen, bis jetzt einzig dastehenden Werk der „Physiologischen Pflanzenanatomie" von Haberlandt. Fig. 61 (Edition 1884) obigen Werkes giebt das Querschnittsbild durch ein Leitbündel von Papyrus cicuta (Taf. XIX, Fig. 8). Die radiale Anordnung der Pallisaden um das Gefässbündel und das Auftreten einer chlorophyllhaltigen Zellschicht innerhalb der prosenchymatischen Schutzscheide sind die zwei Momente, welche jedem Pflanzenanatomen auf den ersten Blick auffallen werden. Drei Fragen waren es, welche beim Anblick dieser eigenthümlichen Gewebemodification sich mir zunächst aufdrängten. Steht das Vorkommen einer inneren Chlorophyllschicht bei Papyrus cicuta nur vereinzelt da, oder lässt sich vielleicht eine allgemeinere Verbreitung nachweisen? Welche Beziehungen zeigt diese endodermale Chlorophyllschicht zu den einzelnen Gewebesystemen und was für eine physiologische Function kann ihr möglicher Weise für die betreffenden Pflanzen zukommen?

Leider stehen nun aber gegenwärtig der vergleichenden anatomischen Untersuchung der Scirpoideen — aufgefasst in dem Umfange, wie sie von Engler-Prantl in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ begrenzt werden — nicht unbedeutende Hindernisse entgegen. Vor Allem ist die Literatur über diese Pflanzenfamilie noch äusserst lückenhaft. Weder in den Herbarien, noch in den einschlägigen Werken sind genügende Angaben über die localen Standortsverhältnisse zu finden, gerade diese wären aber für meine Untersuchungen von hervorragendstem Interesse gewesen. Nur Länderbezeichnungen aber, wie sie in der Literatur allgemein üblich, sind dagegen von sehr zweifelhaftem wissenschaftlichen Werth, weil bekanntlich jeder Himmelsstrich die mannigfachsten Standortsverhältnisse besitzen kann. Solche Aufzeichnungen sind höchstens von pflanzengeographischem, nicht aber von biologischem Interesse.

Bei diesen Untersuchungen war ich ferner beinahe ausschliesslich auf Herbarmaterial angewiesen, an welchem die thatsächlichen Verhältnisse durch das Trocknen und die damit verbundenen Spannungen oft erheblich verändert sind, und gerade das für diese Familie so überaus wichtige zarte Assimilationsgewebe wird durch das Austrocknen in seinen Formelementen oft stark verzerrt. Auch hier boten die Gewächshäuser nur geringen Ersatz, da die Kultur fremder Cyperaceen sich gewöhnlich nur auf wenige, sich stets wiederholende Arten beschränkt, indessen zahlreiche wichtige tropische Gattungen in unseren botanischen Gärten überhaupt nicht gehalten werden. Für die Erklärung der oft sehr fremdartigen Verhältnisse, wie sie uns beim anatomischen Bau der Cyperaceen häufig entgegentreten, ist man daher meistens nur auf Analogieschlüsse angewiesen, welche leider keinen Anspruch auf absolute Richtigkeit machen können; ja es sind mir sogar einzelne Fälle vorgekommen, wo die ganze Gewebestructur so sehr allem sonst Bekannten widersprach, dass mich auch Analogieschlüsse vollkommen im Stiche liessen, und ich höchstens noch Vermuthungen auszusprechen wagte. —

Da nun aber die Beantwortung obiger Fragen eine weitgehendere vergleichend anatomische Untersuchung der Cyperaceen nöthig machte, so sah ich mich veranlasst, auch noch

andere Verhältnisse in meine Untersuchungen hereinzuziehen, und so die ganze Arbeit auch für die Systematik verwerthbar zu machen, was ja ganz in der Richtung der heutigen vergleichenden Anatomie liegt. Die Pflanzenanatomie wird dann zu einem Prüfstein für die jetzt bestehende, vorwiegend morphologische Systematik werden. Die specielle Anatomie kann so dazu dienen, manch' irrige, unberechtigte Auffassung zu widerlegen, manch' schüchterne Vermuthung zu bestätigen, und durch diesen Sichtungsprocess kann sie in letzter Linie auch nur fördernd und belebend auf die Morphologie selbst zurückwirken.

Wer die morphologischen Arbeiten über die Cyperaceen kennt und weiss, wie sehr bei den einzelnen Autoren der Gattungsbegriff schwankt, wie offenbar nah stehende Formen auf Grund einseitiger Berücksichtigung morphologischer Merkmale auseinandergerissen und von einander weitabliegenden Gattungen und Arten einverleibt werden, wird die Stellung, die wir der vergleichenden Anatomie einräumen möchten, wohl begreifen. Palla giebt uns für diese Art der Systematik einige interessante Beispiele: „Betrachten wir z. B. die Arten der Gattung Trichophorum. Trichophorum alpinum (Pers) wird, weil die Perigonborsten länger als die Tragborsten sind, zu Eriophorum gerechnet, T. caespitosum stellt man zu Scirpus, weil die Perigonborsten die Tragblätter nicht überragen, und T. atrichum endlich wird zu Isolepis gehörig betrachtet, weil die Blüthe überhaupt keine Perigonborsten besitzt. Die Gattung Heleocharis wird von ihren Verwandten immer nur auf Grund eines einzigen Merkmals unterschieden, nämlich durch den Griffel, dessen unterer Theil knollenförmig verdickt ist und bei der Fruchtreife dem Nüsschen als ein kleiner Knopf aufsitzt, die anderen hervorragenden Merkmale dieser Gattung werden ganz ausser Acht gelassen." Ich stimme daher mit Palla vollkommen überein, wenn er im Weiteren sagt: „In der Methode einseitiger Berücksichtigung morphologischer Charaktere liegt eben eine der Hauptschwierigkeiten, die sich der Systematik bei der Nachforschung nach den Verwandtschaftsverhältnissen der Pflanzen darbieten. Sie ist auch zum grossen Theil Schuld daran, dass die Anatomie in der Systematik bis jetzt so wenig Erfolge zu

verzeichnen hat. Viele der sogenannten Durchkre
morphologischer und anatomischer Merkmale werden a
Umstand zurückzuführen sein, dass die Charaktere eben
und willkürlich gewählt sind. Gerade bei den Cyperac
weist sich die Anatomie von der grössten Wichtigkeit
Systematik, die bei dieser Familie gewonnenen Resulta
um so werthvoller, als die meisten Cyperaceen Sumpf
sind und darum mehr oder weniger gleichartige St
bewohnen. Der oft gemachte Einwurf, der anatomisch
der Pflanze wechsle von Standort zu Standort und sei
für systematische Zwecke unbrauchbar, fällt mithin für
Familie weg."

Wenn ich nun aber selbst die Anatomie der Cyp
für die Systematik nicht bis ins Einzelne verwerthet ha
liegt das hauptsächlich darin, dass es ursprünglich gar n
meiner Absicht lag, auch noch systematische Fragen i
Rahmen meiner Arbeit hineinzuziehen. Ich habe daher a
bei meinen Untersuchungen auf die unterscheidenden Me
zwischen den einzelnen Arten zu wenig Gewicht gelegt, s
mir später auf Grund meiner Notizen ein detaillirteres
gehen auf die anatomische Systematik unmöglich gewesen
Dass aber auch die Anatomie allein eine systematische
scheidung der Arten wirklich zulässt, das hat uns Duval-J
in seiner Arbeit über die französischen Cyperus-Arten glä
bewiesen.

Endlich sei noch erwähnt, dass in dieser Abhandlung
Cyperaceen immer die Cyperaceen s. str., d. h. nur die
poideen verstanden sind.

Von Literatur[1]), die ich öfters zu benutzen Geleg
hatte, habe ich besonders folgende Arbeiten zu erwähnen:

E. Gilg, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xero
Familie der Restiaceen. Engler's Jahrbücher, Bd. X
Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig

1) Weitere Literaturangaben finden sich im Verlauf des Textes
Schluss in dem alphabetischen Verzeichniss der mir bekannt gewordenen
über Cyperaceen angeführt.

C. S. Kunth, Enumeratio plantarum omnium, 1837, Bd. II.
Palla, Ueber die Gattung Scirpus. Botan. Centralbl. 1888, III, S. 371 ff. und 1889, III, S. 294 ff., wie auch in Engler's Jahrbücher, Bd. X, S. 294—301.
G. Volkens, Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887.

Den Stoff gedenke ich in folgende zwei Hauptabschnitte zu gliedern. Der erste wird eine vergleichend anatomische Uebersicht der Cyperaceen nach den einzelnen Gewebesystemen enthalten, und im zweiten Theil möchte ich dann diese Resultate systematisch verwerthen und die Ergebnisse der anatomischen und der morphologischen Systematik miteinander vergleichen. —

Wenn nun diese Studie über die Cyperaceen etwas breit geworden ist, so mag diese Weitläufigkeit einerseits in der mangelhaften Literatur dieser Pflanzengruppe, andererseits in dem Auftreten zweier familiärer, histologischer Elemente von ganz hervorragender Bedeutung — der inneren Parenchymscheide und der Kegelzelle — ihre Berechtigung finden.

I. Specieller Theil. (Vergleichende Anatomie.)

A. Der Stengel.

Es sind rein formelle Gründe, welche mich veranla
zuerst die Anatomie des Stengels zu behandeln. Das
zugängliche, reichlichere Material gestattete nämlich eine gena
Durcharbeitung und grössere Uebersichtlichkeit, als dies bei
anderen Organen, besonders bei Rhizom und Wurzel, der Fall

Der Stengel ist im Querschnitt rund, drei- bis mehrka
oder sogar halbmondförmig bis mehr oder weniger stark oval
gezogen. Beim typisch ovalen Stengel ist die Uebereinstimm
zwischen Stengel und Blatt oft eine sehr grosse, wie es d
auch nicht immer möglich ist, diese beiden Organe anatom
scharf auseinander zu halten. Es giebt überhaupt kein ei
durchgreifendes anatomisches Merkmal, welches für die Diag
eines dieser beiden Organe massgebend wäre. Sogar die
lateralität, die oft mit Vorliebe als ein specifisches Blattmerk
angeführt wird, hält bei genauerer Prüfung nicht stand. Kylli
squamulata (Vahl) besitzt einen entschieden dorsiventral geba
Stengel. Die eine Seite hat bei dieser Pflanze, durch mäch
subepidermale Rippen und entsprechende Gegengurtungen
erhebliche mechanische Verstärkung erfahren, auch verlaufen
vorwiegend die Leitbündel; die andere Seite besitzt wen
schwache subepidermale Rippen und nur vereinzelte kleine Gef
bündel.

Die Gewebe des Stengels sind meistens in mehr oder wen
regelmässigen, concentrischen Kreisen angeordnet. Unmittel
unter der Epidermis verlaufen die mechanischen Elemente
subepidermale Rippen; auf sie folgt ein mehr oder wen
mächtig entwickeltes Assimilationsgewebe. Dieses in der Lä
richtung durchziehend oder sich an dasselbe anlehnend, se
wir auf jedem Querschnitt die Gefässbündel auftreten.
Leitungssystem durchzieht aber auch noch das centrale Gru
gewebe. Bei hygrophilen Cyperaceen ist endlich noch ein centr
Hohlkanal sehr verbreitet. Wir werden dieser Anordnung
Gewebe auch in unserer Darstellung folgen, indem wir mit
Epidermis beginnen und sodann nach Innen weiter schreiten

1. Epidermis (*Hautsystem und Stomata*).

Aus den Arbeiten von De Bary, Haberlandt, Sachs, Schwendener etc. wissen wir, dass der Epidermis eine dreifache Function zukommt. Das äusserst zarte Häutchen der Cuticula soll durch seine Impermeabilität für Wasser und Gase als Schutz gegen Austrocknung dienen. Die oft erheblich verstärkte Cellulosemembran übernimmt vorwiegend mechanische Functionen, während das Lumen der Zelle endlich noch als Wasserreservoir für das Assimilationssystem dienen muss. Die Epidermis ist somit in der weitesten Bedeutung des Wortes Schutzgewebe, ein natürlicher Panzer gegen alle erdenklichen nachtheiligen Einwirkungen der Aussenwelt. Obige drei Functionen müssen wir demnach stets vor Augen haben, wenn wir die Rolle der Epidermis recht würdigen wollen, sie sind aber nicht überall gleich scharf ausgeprägt. Gerade die wasserspeichernde Function der Epidermis tritt im Stengel der Cyperaceen gewöhnlich sehr zurück, weil bei dieser Familie dafür meistens ein wohlentwickeltes centrales Wassergewebe vorhanden ist.

Sehen wir nun, wie das Hautsystem der Cyperaceen diesen verschiedenen Functionen entspricht. Nur vereinzelt finden wir auf dem Stengelquerschnitt eine annähernd quadratische Form der Epidermiszellen, meistens sind dieselben mehr oder weniger stark tangential gestreckt und erscheinen so rechteckig, abgeplattet. Wenn wir versuchen, die Epidermis abzuziehen, so sehen wir die einzelnen Zellen in deutlichen, lückenlos aneinanderstossenden Längsreihen angeordnet. Durch diese Längsreihen wird dann auch der longitudinale Verlauf der Spaltöffnungen bedingt. Schon bei diesem gewöhnlichen Bau der Epidermiszellen sind die benachbarten Zellreihen so fest miteinander verbunden, dass beim Versuch die Haut abzuziehen, die Bruchlinie bald die Epidermiszellen zerreisst, bald auch der Verwachsungsfläche zweier Zellen folgt. — Die Verwachsungsfläche ist also keine ausgesprochene Bruchfläche. Trotzdem wird aber die Verbindung der Epidermiszellen untereinander sehr häufig noch durch eine vollständige, gegenseitige Verzahnung der Membranen bedeutend erhöht, es sei hier nur Cyperus alternifolius (L.) erwähnt. Auf einem typischen Längsschnitt erscheinen

die Epidermiszellen meistens etwas in der Richtung des O
gestreckt, ohne dass die Zellenden keilförmig auslaufen.
haben es also mit typischem, schwach gestreckten Pare
zu thun.

Die Epidermis ist meistens einschichtig und über de
epidermalen Rippen bedeutend kleinlumiger. Bei mehrschic
Epidermis sind die unter der äussersten Schicht gelegenen
lagen zartwandiger gebaut und functioniren als typisches W
gewebe. So besitzen Cyperus stoloniferus (Vahl), ferner
schiedene Hypolytrum spec. eine mehrschichtige Epidermis.
Hypolytrum humile (Böckeler) ist dieselbe sogar 4—5 schi
Die mehrschichtige Epidermis repräsentirt immer eine h
Stufe der Ausbildung des Wassergewebes als die einfache
haut. Während bei der einschichtigen Epidermis das Lume
Zelle als Wasserreservoir functionirt, wird die typische
haut jetzt von dieser Aufgabe ganz entlastet, dafür kann sie
den übrigen an sie gestellten Anforderungen in erhöhtem M
entsprechen. Diese Entlastung der Epidermis hat zur F
dass die Lumina der peripherischen Zellschicht eine bedeut
Reduction erfahren. Aus dieser Arbeitstheilung resultirt
eine erhöhte Leistungsfähigkeit. Gerade Hypolytrum wird
später in seiner äusserst interessanten Blattanatomie eine R
lehrreicher Beispiele liefern, die uns alle auf's deutlichste ze
wie mit extremen, äusseren Bedingungen eine weitgeh
Differenzirung und Arbeitstheilung Hand in Hand geht.
Kyllingia gracilis (Vahl) ist die Epidermis nur zwischen
subepidermalen Rippen zweischichtig. Die Grösse der Epide
zellen schwankt bei den einzelnen Arten und Gattungen
wenig, sie sind meistens von mittleren Dimensionen, oft s
kleinlumig. Als Ersatz tritt bei xerophilen Formen stets
centrales Wassergewebe auf.

Was nun die oberflächliche Ausbildung des Hautgew
anbetrifft, so wollen wir hier zunächst der „Rillenbildu
gedenken, wie sie uns bei Ficinia stolonifera (Nees ab Es
Taf. XIX, Fig. 4 und F. tenuifolia Rth. entgegentritt.
Querschnitt durch den Stengel dieser beiden Formen zeigt
eine eigenthümliche regelmässige Wellung der Peripherie. J
Vorsprung entspricht einer subepidermalen Rippe, in den „Ri

sind die Zellen der Oberhaut wohl ausgebildet und an den tiefsten Stellen, gewöhnlich je von einer kleinen Spaltöffnung durchbrochen. Werden die Rillen sehr eng, so liegt jede Spaltöffnung in einer tiefen Einsenkung, welche dann als äusserer Athemraum aufzufassen wäre. Rillenbildung treffen wir immer nur bei Formen von mehr xerophilem Gepräge, in ihr bekundet sich immer die Tendenz die cuticuläre und stomatäre Transpiration herabzudrücken. Heleocharis geniculata (Brow) und einige andere Cyperaceen (Taf. XIX, Fig. 5) zeigen jedoch gerade ein umgekehrtes Verhalten. Zwischen den kleinen, in ziemlich regelmässigen Abständen wiederkehrenden subepidermalen Rippen sind die zart gebauten Epidermiszellen stark vorgewölbt. Die Spaltöffnungen erhalten dadurch schon eine sehr exponirte Lage, ragen aber zudem noch über die Flucht der übrigen Epidermiszellen etwas hervor. Die subepidermalen Rippen verlaufen also hier immer im Grunde der rillenartigen Einbuchtungen der Epidermis. Im Uebrigen besitzt die Pflanze einen durchaus lacustren Charakter, ihre ganze anatomische Structur deutet darauf hin, dass sie an eine Lebensweise in beständig feuchter Umgebung gebunden war. Auch mehrere Lipocarpha spec sind durch eine ähnliche Lagerung des Hautgewebes ausgezeichnet. Die äussere Epidermiswand erfährt aber hier eine namhafte Verstärkung, die Stomata liegen in der Flucht der übrigen Epidermiszellen. Die Zellen unmittelbar unter den einzelnen Spaltöffnungen sind endlich stark radial gestreckt und bilden so eine lange trichterförmige innere Athemhöhle.

Die Cuticula ist immer vorhanden. Sie bietet uns eines der untrüglichsten Merkmale, den hygrophilen oder xerophilen Charakter der Gewächse zu erkennen. Die Cyperaceen, in ihrer überwiegenden Mehrzahl echte Wasser- und Sumpfpflanzen, welche immer in einer von Feuchtigkeit durchschwängerten Atmosphäre leben, zeichnen sich durch eine äusserst zarte Cuticula aus. Nach Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure bleibt nur noch ein ganz dünnes Häutchen übrig. In demselben Maasse finden wir ferner auch die äussere Epidermiswand schwach entwickelt. Es sei hier nur an Fuirena repens (Kth.) erinnert, wo die Dicke der Aussenwand kaum jemals 4 μ erreicht. Andererseits sehen wir, dass bei den an extremere Verhältnisse angepassten Formen die Cuticula allein oft schon 4 μ überschreitet.

Die Aussenwand der Epidermis ist hin und wieder eigenthümlich granulirt, besonders in der Nachbarschaft der Spaltöffnungen (Taf. XIX, Fig. 3). Diese Granulirung ist um so auffälliger, da sie bei ein und derselben Art bald sehr stark ausgebildet ist, bald gänzlich fehlt.

Ascolepis capensis (Kth.) und Fimbristylis pycnocephala (Nees ab Esenb.) zeigen sie immer mehr oder weniger deutlich entwickelt. Ich glaube, dass das hauptsächliche Auftreten dieser epidermalen Emergenzen in der Nähe der Stomata uns ein Urtheil über den Werth und die Bedeutung dieser Gebilde erlaubt. Da die Spaltöffnungen in Längsrinnen auftreten, so ist bei starkem Thau oder Regen die Gefahr vorhanden, dass das Wasser von beiden Seiten nach der Rinne fliesst und diese ausfüllt. Dadurch würde aber der Gasaustausch bedeutend erschwert oder möglicher Weise zeitweilig gänzlich sistirt. Die Emergenzen sollen daher das nach der Längsrinne abfliessende Wasser aufhalten und so eine zeitweilige Functionslosigkeit der Stomata verhindern. Die ausserordentliche Variabilität dieser Gebilde, selbst bei ein und derselben Species, würde sich dann auf kleine Unterschiede in den Standortsbedingungen, in der Lage der einzelnen Organe, in der Ausbildung der Längsrinnen zurückführen lassen.

Es giebt wohl wenige Pflanzenfamilien, bei denen die Trichome eine so untergeordnete Rolle spielen, als gerade bei den Cyperaceen. Der Mangel an Haargebilden könnte beinahe in die Familiendiagnose aufgenommen werden. Die grosse Armuth kommt aber nicht nur in der spärlichen Ausgliederung von Trichomen selbst, sondern auch noch in der Einförmigkeit und geringen Differenzirung dieser Gebilde zum Ausdruck. Die Ursache für diese auffällige Erscheinung wird wohl wieder hauptsächlich in der hygrophilen Natur der Cyperaceen zu suchen sein. Die Cyperaceen sind eben doch in ihrer grossen Mehrzahl Sumpfpflanzen, bei denen die Trichombildung ohnedies immer stark zurücktritt.

Die Haare, welche bald als Transpirationsschutz, bald als Schutzmittel gegen zu intensive Beleuchtung oder auch gegen nächtliche Wärmeausstrahlung fungiren, haben bei einer vorwiegend aus Sumpfpflanzen bestehenden Flora eine nur sehr

untergeordnete Bedeutung. Die trockenen Standorten angepassten Formen treten gegenüber den Sumpfpflanzen sehr zurück: es sind dann vornehmlich Felsen-, Steppen- oder Gebirgsbewohner. Diese Arten beschränken sich meistens auf die Ausgliederung von einfachen Papillen. Die Aussenwand einzelner Epidermiszellen wölbt sich über die Flucht der Nachbarzellen empor; erfolgt nun an der Spitze einer solchen Papille ein localisirtes Spitzenwachsthum, so wächst die Papille zum einzelligen Haare aus. Zur Segmentirung mehrzelliger Trichome oder zur Ausgliederung einer Basalzelle kommt es bei Cyperaceen nie. Bei Psilocarya treffen wir ansehnliche, keilförmige Papillen mit ausserordentlich verdickter Aussenwand. Einfache Papillen besitzen ebenfalls Heleocharis palustris (L.) und Ficinia ramosissima (Kth.). Eriophorum filamentosum (Böckeler) (Taf. XVIII, Fig. 3) lässt uns alle Uebergänge von den ersten Anfängen einer Papille bis zur vollkommenen Ausbildung schlauchförmig einzelliger Trichome mit Leichtigkeit verfolgen. Nur typische Haare ohne Papillen finden wir bei Fuirena squarrosa (Mich.). Unter den von mir untersuchten Arten zeigte Fimbristylis glomerata (Nees) die stärkste Haarbekleidung. Einzelne Exemplare waren sogar dicht wollig, doch auch hier sind die Trichome stets einzellig, obwohl sie oft den halben Durchmesser des ausgewachsenen Stengels an Länge übertreffen. Wachsüberzüge werden in der Familie nirgends ausgeschieden.

Die Mächtigkeit der äusseren Cellulosemembran ist, wie bei der Cuticula, eine sehr wechselnde. Im Allgemeinen gilt auch hier der Satz, dass sie bei Sumpfpflanzen schwächer ausgebildet ist als bei xerophilen Formen. Bei Cyperus bruneovaginatus (Bklr.) und bei Eriophorum alpinum (L.) ist die Aussenwand der Epidermis so dick als das Lumen der Zelle, und Fimbristylis triflorus (Sch.) geht sogar noch weiter, so dass oft das Lumen beinahe ganz verschwindet. Ficinia radiata (Kth.) ist durch kleine, etwas tangential gestreckte Epidermiszellen ausgezeichnet, die äusseren Wandungen der Zellen sind doppelt so dick, als die zugehörigen Lumina breit sind. Mit dieser mächtigen Ausbildung der Epidermisaussenwand ist häufig eine feine tangentiale Schichtung derselben verbunden. Man hat den Eindruck, als sei die Cellulosemembran aus zahlreichen äusserst feinen, auf

einandergelegten Lamellen aufgebaut. Ob diese Differe
schon bei der lebenden Pflanze vorhanden ist oder als ein
der Austrocknung nur bei Herbarmaterial beobachtet
kann, war aus dem mir zur Verfügung stehenden Materia
nicht ersichtlich. — Cuticularschichten waren auch b
mächtigsten Aussenwandungen nicht nachzuweisen.

Die innere Epidermiswand ist da, wo sie direct
Assimilationsgewebe oder an peripherische, unmittelbar un
Epidermis verlaufende Luftkanäle und Atemhöhlen stösst
sehr zart, dünnwandig und bietet hier weiter nichts bea
werthes. Dagegen zeigt die innere Epidermismembran üb
subepidermalen Rippen eigenthümliche, kegelförmige, pa
Bildungen, welche nicht nur für die Scirpoideen, sonder
noch für die zweite grosse Unterfamilie der Cyperaceen,
Carices von hohem diagnostischen Werth sein dürften.
Zellen wurden bereits 1871 von Duval-Jouve[1]) an
mucronata L. (sub: Schoenus) beobachtet und als „cell
fond conique" beschrieben. Diese inneren epidermalen W
welche stets entweder in der Einzahl oder auch zu me
innerhalb derselben Epidermiszelle auftreten, besitzen eine
liche, sehr elegante Kegelform, und berühren oft noch die ä
Membran. Der Kegel ist an seiner Basis mehr oval, s
der grössere Durchmesser in die Längsrichtung des Orga
liegen kommt. Die innere Epidermiswand ist unter diesen K
jeweilen stark verdickt und bildet so das sogenannte In
häutchen. Innenhäutchen und Zäpfchen sind verkieselt, re
aber sonst auf chemische Agentien in derselben Weise w
übrigen Epidermiszellen. Aus den Längs- und Flächensch
ergiebt sich, dass diese Kegelzellen (Taf. XIX, Fig. 9)
mässiger gebaut sind als die gewöhnlichen Epidermiszelle
dass sie auf jedem Baststrang in einer oder in zwei Längs
auftreten. Diese inneren Papillen treffen wir aber nicht n
Stengel, sondern auch in den Epidermiszellen der Blätte
der Rhizome an, jedoch auch hier nur da, — heben wir

1) Académie des Sciences et Lettres de Montpellier. Mémoires de les
des sciences, Tom. VIII, 1872—75: Duval-Jouve, Sur une forme de
épidermiques qui paraissent propres aux Cyperacées, p. 227—234.

Thatsache noch einmal besonders hervor, — wo die Epidermis von Baststrängen begleitet wird. Es ist demnach klar, dass diese Gebilde an allen Blättern, Wurzeln, Rhizomen und Stengeln fehlen werden, wenn keine subepidermalen Baststränge vorhanden sind.

Wir werden also in den Blättern von Kyllingia oder im Schaft der meisten Hypolytrum-Arten, wo solche Skeletstränge gewöhnlich ganz fehlen, auch keine Kegelzellen antreffen. In einer kürzlich veröffentlichten Arbeit von E. Wilczek: „Beiträge zur Erkenntniss des Baues der Frucht und des Samens der Cyperaceae" (mit 6 Tafeln), Botan. Centralbl. XIII. Jahrg., Bd. LI, No. 5/6, finden wir diese Kegelzellen auch an der Fruchtschale der Cyperaceen signalisirt. Auch in diesem Fall ist die Kegelzelle streng an mechanische Zellen gebunden, indem sie nur über der sogenannten Hartschicht, die ja bekanntlich ganz aus Sklereiden besteht, auftritt. Gelegentlich können auch hier mehrere Papillen in einer Zelle vorkommen, wie z. B. in der Fruchtschale von Carex depauperata (Good). Fassen wir zusammen, so ergiebt sich, dass die Kegelzellen immer von mechanischen Elementen begleitet sind, und zwar in Blatt, Stengel und Rhizom von Stereiden, in der Fruchtschale aber von typischen polyedrischen Steinzellen, sogenannten Sklereiden. Westermaier untersuchte endlich bei Eriophorum latifolium, Cyperus alternifolius und verschiedenen Carices die Entwickelungsgeschichte dieser Gebilde. Es ergab sich, dass diese Zäpfchen erst relativ spät, kurz vor der Fruchtreife entstehen. Auch ich hatte Gelegenheit, die weite Verbreitung der Kegelzellen bei den Cyperaceen zu constatiren und kann die von Duval-Jouve, Wilczek und Westermaier gemachten Beobachtungen nur bestätigen.

Was endlich die functionelle Bedeutung dieser Gebilde anbetrifft, so sind bereits drei Ansichten ausgesprochen worden. Haberlandt fasst die Kegelpapillen einfach als Verstärkungen der Bastbündel auf. Nach Westermaier sollen sie das Collabiren der Epidermiszellen über den subepidermalen Rippen verhindern, d. h. als eine Art Arretirungsmechanismus fungiren. Mit dieser Erklärung ist jedoch Wilczek nicht einverstanden, da sie jedenfalls für die Fruchtschale nicht richtig ist. Wilczek erblickt

in ihnen vielmehr ein Organ der Wasserspeicherung, da
chen und Innenhäutchen sehr quellbar sind. Ich möcht
dieser Auffassung anschliessen, da mir vor allem die
Quellungsfähigkeit der Kegelpapillen als die hervorrag
Eigenschaft auffiel. An dem mir vorzüglich zur Ver
stehenden Herbarmaterial habe ich diese Gebilde nie au
können, ich entdeckte sie erst später, als ich auch noch le
Material aus unserer heimischen Flora und aus dem botan
Garten in Basel untersuchte. Dabei beobachtete ich, dass,
die Schnitte unter dem Deckglas im Wasser aufbewahrt w
bis dieses verdunstet war, die Kegelpapillen regelmässig zu
undeutlichen, verschwommenen Masse zusammenschrun
setzte ich nun wieder Wasser zu, so erlangte die Papil
mählich wieder ihre frühere Form. Bei altem, sprödem H
material scheinen sie das Quellungsvermögen entweder gan
loren zu haben, oder aber die Quellung tritt erst nach lä
Zeit ein. Von rein teleologischem Standpunkt aus s
es mir angezeigt, ein Gebilde von so beschränkter Verbr
das ja nur in einer einzigen Pflanzenfamilie und innerhalb
nur auf wenige Epidermiszellen über subepidermalen Baststr
localisirt ist, auf einen gemeinsamen Ursprung zurückzuführen
immer wiederkehrende morphologische Ausbildung dieser
papillen, ihr Verhalten gegenüber polarisirtem Licht und chem
Agentien unterstützen diese Auffassung. Schliesslich möch
noch auf die grosse Uebereinstimmung der Kegelpapille
jungen Cystolithenanlagen des Laubblattes von Ficus Caric
weisen. In dieser Hinsicht können wir die Kegelpapill
cystolithenartige Auswüchse auffassen (siehe Fig. 115 in H
landt's Physiolog. Pfl.-Anatomie).

Auch die Radialwände sind endlich noch von einigem
esse. Nach Westermaier's Untersuchungen spielt die
dermis der Blätter und chlorophyllhaltigen Stengel häufig
noch die Rolle eines „Wassergewebemantels“. Dies erf
natürlich eine periodische Aufnahme und Abgabe von W
und Einrichtungen, welche den Wassertransport innerhal
epidermalen Gewebes ermöglichen. Das erste Merkmal

peripherischen Wassergewebes werden daher dünnwandige Radialwände sein. Zahlreiche Arten wie z. B. Fuirena scirpoidea (Mich.) und Fuirena repens (Kth.) sind denn auch durch sehr zarte Radialwände ausgezeichnet. Da diese Epidermiszellen zudem etwas radial gestreckt und von mittlerer Grösse sind, so kommt bei Wassermangel leicht eine Wellung der Radialwände zu Stande. Ist die Zelle dagegen prall mit Wasser angefüllt, so werden die zarten Zellwände durch den hydrostatischen Druck wieder ausgespannt. Durch die Zartheit der seitlichen Wandungen wird somit ein blasebalg-ähnliches Spiel, welches der Wasseraufnahme resp. -Abgabe entspricht, ermöglicht. — Nicht immer sind aber die Seitenwände der Epidermiszellen in ihrer ganzen Breite gleichmässig dünn ausgebildet. Oft sind die peripherischen Theile der Radialwände erheblich verdickt, zum Theil auch cuticularisirt. Centripetal nimmt die Verdickung allmählich ab, um unmittelbar über der inneren Epidermiswand auffallend zart zu werden. Der Flüssigkeitsverkehr erfolgt also hier nicht mehr gleichmässig in der ganzen Breite der Epidermiszellen, sondern ist hauptsächlich auf eine mehr oder weniger breite Zone unmittelbar über der inneren Epidermiswand beschränkt, so z. B. bei Fimbristylis ferruginea (Vahl) (Taf. XVIII, Fig. 10). Bei Heleocharis rostellata (Forrey) (Taf. XVIII, Fig. 11) und Fimbristylis Eragrostis (Kth.) sind die beiden Enden der Radialwände verdickt und keilen sich gegen die Mitte der Zelle aus, so dass der Säfteverkehr hauptsächlich in der Mitte der Epidermiszellen erfolgt. Endlich ist hier noch der kleinen, membranösen, knopfförmigen Verdickungen zu gedenken, wie sie bei mehreren Cyperaceen auf der Epidermisaussenwand genau über den Radialwänden auftreten. Ich erinnere hier nur an Heleocharis quadrangulata (Brown), wo sich diese papillösen Ausstülpungen constant vorfinden.

Sehr verbreitet sind endlich bei den Cyperaceen hell- bis dunkelbraune Einschlüsse in den Epidermiszellen. Diese Substanzen treten aber nicht nur in der Epidermis, sondern ganz besonders auch als Begleiter der assimilirenden oder leitenden Elemente im Grundgewebe auf. Sie werden dann in langen, oft schlauchförmigen Idioblasten aufgespeichert und unterscheiden sich so von den assimilirenden Zellen nicht nur durch ihren

Inhalt, sondern auch durch ihre abweichende Form und beträchtliche Grösse. Oft sind ganze Zellen und Zellzüge mit diesen Substanzen vollkommen ausgefüllt. Bei lebendigem Material ist von solchen „braunen Zellen“ nie etwas zu sehen. Es scheint daher, dass durch das Absterben und Austrocknen gewisse chemische Processe, als deren Endproduct diese Zelleinschlüsse aufzufassen sind, gefördert werden. Diese braunen Massen sind jedenfalls gerbstoffähnliche Substanzen, über deren Bedeutung die verschiedenen Autoren ja immer noch nicht einig sind. Das constante Auftreten dieser Gerbstoffe in der Nähe der assimilirenden Zellen, scheint mir die Auffassung der Tannine als Excrete, als nutzlose Endproducte des Stoffwechsels zu bestätigen. Andererseits aber ist der Gerbstoffgehalt derselben Art in den verschiedenen Jahreszeiten ein wechselnder, und zwar scheint die Tanninaufspeicherung bei zahlreichen Formen im Sommer ein Maximum zu erreichen, um gegen den Herbst wieder erheblich abzunehmen.

Das Hautgewebe wird endlich von den Oeffnungspforten des Durchlüftungssystems durchbrochen. Wir werden daher die Betrachtung der Spaltöffnungsapparate am besten hier anschliessen. Wie wir bereits gesehen haben, sind die Spaltöffnungen am Stengel in longitudinalen Reihen angeordnet. Jede Oeffnung in der Epidermis entspricht aber einer mechanischen Schwächung des Hautgewebes. Da nun durch die Vertheilung und Orientirung der Stomata die schwachen Punkte am Stengel sich auf bestimmte Längslinien summiren, so entstehen am Stengel so viele Linien geringster mechanischer Widerstandsfähigkeit als Spaltöffnungsreihen vorhanden sind. Verhältnissmässig geringe Kräfte vermöchten in diesen Zonen ein Einknicken oder Zerreissen der Oberhaut zu bewirken. Die Cyperaceen bieten uns zahlreiche Beispiele, in welchen durch secundär mechanische Einrichtungen, Verletzungen dieser schwachen Partien verhindert werden sollen. Ich erinnere hier zunächst an den schon von Westermaier beschriebenen „Becherapparat“ von Eriophorum alpinum (L.) (siehe Haberlandt „Physiologische Pflanzenanatomie Fig. 106 d). Die Athemhöhlen unter den Spaltöffnungen sind zu Längskanälen verschmolzen, und die an den Athemraum grenzenden Zellen haben eine mechanische Umbildung erfahren. So

wird jede durch das reihenweise Auftreten der Stomata geschwächte Längszone durch diese aus dickwandigen Zellen bestehende feste Rinne wieder gestärkt. Die Zellen der Rinne lassen hin und wieder Intercellularien zwischen sich, durch welche diese peripherischen Athemkanäle mit dem centralen Durchlüftungssystem communiciren. Von Interesse ist auch der „Trichterapparat“ von Androtrichum polycephalum (Kth.) (Taf. XIX, Fig. 3). Aus der Zeichnung wird ersichtlich, dass wir durch die Spaltöffnungen nicht unmittelbar zum Assimilationsgewebe gelangen. Die unter den Stomata gelegenen Zellen sind etwas verdickt, chorophylllos und bilden, indem sie sich nach Innen auskeilen, in ihrer Gesammtheit eine Art „Trichter“. Einzelne Zellen des Trichters weichen an bestimmten Stellen voneinander, so entstehen kleine Intercellularien, durch welche die Luft zum Assimilationsgewebe gelangt. Aehnliche trichterartige Vorräume treffen wir auch bei Lipocarpha Sellowiana (Kth.) und mehreren anderen Cyperaceen. Strebezellen, wie sie von Gilg bei den Restiaceen in so grosser Mannigfaltigkeit nachgewiesen wurden, kommen bei dieser Familie nur vereinzelt und ohne specielle Eigenthümlichkeiten vor.

Der Spaltöffnungsapparat besteht gewöhnlich aus vier Zellen: den beiden halbmondförmigen Schliesszellen und den Nebenzellen. Letztere lassen auch noch bei ausgewachsenen Exemplaren ihre epidermale Herkunft deutlich erkennen. Sie haben nur eine partielle Umbildung erfahren, welche sich hauptsächlich auf eine radiale Streckung der Zellen auf Kosten ihrer tangentialen Ausdehnung und auf die Ausbildung dünner Wandungen beschränkte. Diese Nebenzellen spielen bei den Cyperaceen die Rolle eines Gelenkapparates der Spaltöffnungen, auf ihnen beruht die Beweglichkeit der Stomata. Damit soll jedoch keineswegs gesagt sein, dass den Nebenzellen immer diese Function zukommt, gelegentlich sind sie auch als Reservestoffbehälter aufzufassen, indem in ihnen zuweilen Stärke aufgespeichert wird. Die Schliesszellen enthalten oft auch Chlorophyll, welches sonst den Epidermiszellen fehlt. Es giebt nun aber auch einzelne Fälle, wo an der Bildung des Spaltöffnungsapparates nicht nur vier, sondern sogar sechs Zellen in mehr oder weniger ausgesprochener Weise betheiligt sind. So im Blatt von Ascolepis capensis

(Kth.) (Taf. XVIII, Fig. 9). Die beiden ersten Epidermisz
rechts und links von den typischen Nebenzellen, besitzen
Vergleich zu den übrigen Hautzellen eine auffallend stark
dickte Innenwand. Diese Verdickung erreicht ihr Maximun
unmittelbarer Nähe der beiden Nebenzellen und dient jeden
dazu, dem ganzen Apparate ein festeres Gefüge zu geben; d
bei jeder Spaltöffnung sind vier bis sechs Zellen ohne jegl
Verbindung mit dem darunter liegenden Gewebe, ein gro
Athemraum dehnt sich hier aus, so dass der ganze Apparat
wissermassen in der Luft schwebt und so einer festeren V
bindung durchaus bedarf.

Die Stomata erfahren nun bei den einzelnen Cyperaceen
sehr abweichende Ausbildungen, welche für die Regulirung
Transpiration von nicht zu unterschätzender Bedeutung s
Die überwiegende Mehrzahl der Cyperaceen zeigen dagegen
Sumpfgewächse keine nennenswerthen Complicationen des Sp
öffnungsapparates. Die Spaltöffnung ist dann meistens pha
ropor, d. h. sie liegt im gleichen Niveau mit den übrigen E
dermiszellen oder ragt sogar über dieselben empor (Taf. XV
Fig. 7 und 8). Mit dieser exponirten Lage ist gewöhnlich a
eine einfache Ausbildung der Stomata selbst verbunden.
Ausbildung eines inneren Vorhofes unterbleibt und auch
äussere Vorhof verliert seine Bedeutung, indem die spi
Hörnchen schwächer ausgebildet werden und stark voneinar
abstehen. Solche stark hervorragende Stomata beobachten
z. B. bei zahlreichen Fuirena spec. es sei hier nur Fuirena
bescens (Kth.) erwähnt, aber sie finden sich gelegentlich a
bei andern Gattungen, so bei Heleocharis geniculata (Brov
Hypolytium latifolium (Rich.) (Taf. XVIII, Fig. 8) etc.

Sehr beachtenswerth ist, dass die Stomata des Blattes
stärker hervorragen als diejenigen des zugehörigen Stengels,
z. B. bei Fuirena repens (Kth), und am Blatt selbst mac
sich je nach Lage und Standortsverhältnissen in der Ausbild
der Stomata die verschiedensten Einflüsse geltend. Oft be
die Blattunterseite hervorragende Spaltöffnungen, während
auf der Blattoberseite viel spärlicher sind, und in der Fl
der Epidermis liegen (z. B. Fuirena pubescens) (Kth.). Kr
topore Stomata d. h. in der Epidermis eingesenkte Sp

öffnungen begegnen wir bei Cyperaceen nur ganz vereinzelt, so z. B. bei Acoridium tenellum (Nees.). Bei ausgesprochenen Xerophyten wird die Beweglichkeit des Spaltöffnungsapparates auf ein Minimum reducirt. Die kleinste Bewegung genügt, um die erforderliche Aenderung in der Transpirationsgrösse zu bewirken. Diese Verhältnisse kommen auch in der Anatomie zum Ausdruck. Bei solchen Formen erfahren die Schliesszellen eine Verdickung, die zuweilen bis zu einem Schwinden des Lumens führen kann, aber auch die Nebenzellen verlieren durch starke Verdickung ihrer Wände viel von ihrer früheren Beweglichkeit. Diese Thatsachen ergeben sich nicht bloss aus dem Vergleich von xerophilen und hygrophilen Formen; sie finden auch ihre volle Bestätigung, wenn wir junge und ältere Pflanzen von xerophilen Standorten miteinander vergleichen. Diese Verdickung kann schliesslich bis zur vollkommenen Functionslosigkeit führen. Wer z. B. die Stomata am ausgewachsenen Stengel von Ficinia lithosperma (Kth.) gesehen, wird über ihre Functionslosigkeit nicht mehr im Zweifel sein.

Wir haben in der Ausbildung der Stomata soeben eine Reihe von Gegensätzen kennen gelernt. Solche Gegensätze ergaben sich aus der Vergleichung von Stengel mit Blatt, von Blattober- und Unterseite, von jugendlichem und ausgebildetem Stengel. Aehnliche Contraste kommen aber auch noch zwischen vorragenden Stomata einerseits und stark verdickter Epidermis, mächtiger Cuticula und xerophilem Stengeltypus andererseits zum Ausdruck. Wenn wir alle diese zahllosen Modificationen und Combinationen miteinander vergleichen, so erhalten wir den Eindruck eines äusserst complicirten Correlationsverhältnisses, wo dieselbe Wirkung, dasselbe Ziel durch verschiedenes Zusammenwirken der mannigfachsten Factoren erreicht wird. Was endlich die Durchlüftungsräume anbetrifft, so sind dieselben bei so ausgesprochenen Sumpfpflanzen, wie es die Cyperaceen in ihrer Mehrzahl sind, aussergewöhnlich reich entwickelt. Wir werden sie bei Betrachtung des Assimilationsgewebes noch etwas näher verfolgen.

Ueberblicken wir endlich noch einmal das Hautsystem der Cyperaceen, so ergiebt sich uns als Gesammteindruck für eine

so zahlreiche kosmopolitische Familie eine überaus g
Armuth charakteristischer Anpassungserscheinu
Ich erinnere hier nur noch einmal an die spärliche Ausglie
trichomartiger Bildungen, an den vollständigen Mange
Wachsüberzügen, Drüsenhaaren; an das nur ganz vere
Vorkommen einer mehrschichtigen Epidermis und krypt
Stomata. In keinem anderen Gewebesysteme kommt der
phile Grundcharakter der Cyperaceen so deutlich zum Au
wie im Hautgewebe und Durchlüftungssystem. Selbst bei F
die ganz extreme Standorte bewohnen, zeigt sich in diese
ziehung ein auffallendes Unvermögen, ich möchte beinahe
eine hereditäre Schwäche. Wir werden daher gewiss
fehl gehen, wenn wir die Cyperaceen phylogenetisch von typ
Sumpfpflanzen ableiten, was sie ja heutzutage noch in
grossen Mehrzahl sind. Die xerophilen Arten sind dar
Anpassungsformen aufzufassen. Bei Betrachtung des S
systems werden wir sehen, wie bei den Cyperaceen die Xero
hauptsächlich durch den Bau des mechanischen Systems bedin

2. *Das mechanische System.*

Schwendener gebührt das Verdienst, zuerst auf di
deutung der mechanischen Elemente aufmerksam gemac
haben. In seiner epochemachenden Schrift: „Das mechan
Princip im anatomischen Bau der Monokotylen" (Leipzig
werden wir sowohl über die Festigkeits- und Elasticitätsve
nisse der Skeletzellen, als auch über die allgemeinen mechani
Bauprincipien aufgeklärt. In beiden Fällen hat es sich ge
dass der mechanische Aufbau der Pflanze genau nach dens
Gesetzen erfolgt, wie sie aus den Elementen der Mec
schon lange für unsere Bauconstructionen bekannt sind. Ha
landt sagt: Vor Allem handelt es sich darum — wie be
Constructionen der Ingenieure, pflegt Schwendener gewöh
noch beizufügen —, mit möglichst geringem Materialaufw
die grösstmögliche Festigkeit zu erzielen. Da nun aber vo
oberirdischen Theilen der Pflanze hauptsächlich Biegungsfest
erfordert wird, so fragen wir: Welche Anforderungen stel
Mechanik an eine biegungsfeste Construction?

Die Mechanik lehrt, dass die Biegungsfestigkeit durch peripherische Anordnung der einzelnen Skeletelemente erhöht wird. Das Maass dieser Festigkeit ist gegeben durch die Summe der Produkte aus den einzelnen Querschnittsgrössen in die Quadrate der bezüglichen Abstände von der Neutralen. Dazu wäre dann noch die absolute Festigkeit des Materials in Rechnung zu bringen.

So wird dem mechanischen System oberirdischer biegungsfester Organe eine peripherische Lage angewiesen. Da das Assimilationssystem wegen seines Lichtbedürfnisses aber auch eine peripherische Tendenz besitzt, so können wir aus diesen beiden Momenten zum voraus auf manche interessante Gewebecorrelation zwischen Assimilations- und Skeletsystem schliessen.

Neben den allgemein mechanischen Anforderungen an den ganzen Pflanzenstock sind aber im Inneren der Pflanze noch mancherlei mechanische Bedürfnisse vorhanden, welche von der allgemeinen Festigkeit vollkommen unabhängig sind. So gelangen wir zum Begriff der localmechanischen Belege.

Die localmechanischen Momente sind aber von den allgemeinen Bauprincipien durchaus nicht immer scharf zu trennen. Die Anatomie der Cyperaceen, wie auch die der Gramineen, liefert uns hierfür eine Reihe lehrreicher Beispiele. Vor Allem ist hier die allmähliche, gegen das Stengelcentrum immer weiter schreitende Abnahme der sichelförmigen, mechanischen Belege an den Leitbündeln zu erwähnen. Diese Thatsache erklärt sich nicht nur durch die geringeren localmechanischen Anforderungen in der Umgebung der Neutralen — bei Wassermangel machen sich die Spannungsunterschiede ja gerade hier am ersten geltend —, sondern vielmehr dadurch, dass die peripherischen Leitbündel noch im Interesse der allgemeinen Festigkeit eine mechanische Verstärkung erhalten haben, welche ihre speciell localmechanischen Ansprüche übertrifft. Es combiniren sich also hier localmechanische Anforderungen mit den allgemeinen Bauprincipien. Aehnlich verhält es sich z. B. bei Calamagrostis segetum mit ihrem nach innen gerippten mechanischen Ring. Für die allgemeine Festigkeit wäre eine äussere Berippung entschieden vortheilhafter; es sind wiederum localmechanische

Momente, welche das ganz abnorme Auftreten eines ce
berippten Skeletringes bedingen.

Wenden wir uns nun speciell zum Skeletsys
Cyperaceen. Das mechanische Grundelement ist die
chymfaser, die wir in ihren morphologischen und physi
Eigenschaften aus den fundamentalen Arbeiten von: S
dener[1]), Th. v. Weinzirl[2]), Fr. Haberlandt[3]), P
kennen. Diese Bastfasern werden bei Behandlung von I
Phloroglucin immer mehr oder weniger intensiv roth
sind also demnach verholzt.

Von dem Baustein zum Bauplan übergehend, stos
auf einige allgemein verbreitete Typen. Es sind dies: d
princip der subepidermalen Rippen und das System
sammengesetzten peripherischen Träger, gegenüber welc
subcorticalen Fibrovasalstränge sehr zurücktreten. Diese
formen treten uns, wenn wir von einigen wenigen Fällen a
beinahe überall entgegen und zwar mit einer unerschöp
Mannigfaltigkeit, aus der wir mit Leichtigkeit eine contin
Reihe von den sehr schwach gebauten, durch lockeres
gewebe und zahlreiche Durchlüftungsräume charakter
hygrophilen Gliedern der Familie bis zu den ausgesproch
Xerophyten zusammenstellen können.

Wenn wir nun zunächst die subepidermalen Rippen
in's Auge fassen, so finden wir hier in der feineren St
(Taf. XIX, Fig. 9) der einzelnen Rippe analoge Verhäl
wie wir sie für die allgemeine Lagerung der mechan
Elemente soeben kennen gelernt haben. Die einzelnen Bast
einer subepidermalen Rippe sind nämlich nicht gleich
verdickt. Die Sklerenchymfasern unmittelbar unter der Epi

---

1) Schwendener, Mechanisches Princip im anatomischen Bau der
kotylen, p. 9—16.

2) Th. v. Weinzirl, Beiträge zur Kenntniss der Festigkeit und El
vegetabilischer Gewebe und Organe. Sitzungsberichte d. Wiener Ak
LXXVI. Bd., I. Abth., 1877.

3) Fr. Haberlandt, Versuche über die Tragfähigkeit und Elastici
Bastbänder gerösteter Hanfpflanzen.

4) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, p. 17 ff.

zeigen die stärksten Verdickungen und dementsprechend auch die kleinsten Lumina. Schreiten wir nach dem Stengelcentrum vor, so nimmt die Verdickung der Faser allmählich etwas ab, das Lumen aber entsprechend zu. Zuweilen sind die innersten, an das Chlorophyllgewebe angrenzenden Bastfasern noch lebend, sie enthalten gelegentlich einzelne Chlorophyllkörner oder selbst Stärke. So fand ich in den inneren Bastfasern der subepidermalen Rippen bei Eriophorum Scheuchzeri (Hoppe) ziemlich häufig Chlorophyll. Die peripherische Tendenz der mechanischen Elemente zeigt sich hier aber auch noch in der Querschnittsform der subepidermalen Rippen selbst. Diese sind meistens konoïdal, mit der breiten Basis an die Epidermis sich anlehnend nach der Mitte keilförmig ausklingend.

Wie bereits erwähnt, sind die Epidermiszellen über den subepidermalen Rippen gegenüber den anderen Oberhautzellen auffallend klein und besitzen nur eine dünne äussere Wandung (Taf. XIX, Fig. 5).

Diese Thatsache wird gewöhnlich auf den höheren mechanischen und transpiratorischen Schutz der subepidermalen Rippen zurückgeführt, welche an den betreffenden Stellen eine typische, allen Forderungen entsprechende Epidermis überflüssig machen. Wir müssen uns aber immer sehr hüten, die Lebensverhältnisse der Pflanzen allgemeinen Schemata unterzuordnen. Die Lebensbedingungen sind in der Natur so mannigfaltig, die Gewebecorrelationen häufig so complicirt, dass wir oft anatomischen Bildern begegnen werden, die mit unserer Auffassung in vollkommenstem Gegensatz stehen und jeder Erklärung spotten, weil wir den inneren Zusammenhang nicht genügend kennen. So auch hier. Bei einigen südafrikanischen Pflanzen, wie Ficinia lateralis (Kth.) und Lipocarpha argentea (Bklr.) (Taf. XIX, Fig. 10), sind die Epidermiszellen über den subepidermalen Rippen nicht reducirt, sondern im Gegentheil auffallend stark ausgebildet. Bei ersterer Form finden wir die Epidermiszellen kuppelartig vorgewölbt, daher zwischen den subepidermalen Rippen eine starke Einbuchtung entsteht, in welcher die Stomata sitzen. Die Aussenwandungen sind stark verdickt mit wohl ausgebildeter Cuticula, die Radialwände ebenfalls ungewöhnlich stark gebaut. Lipocarpha (Taf. XIX, Fig. 10) zeichnet sich dadurch aus, dass

jeweilen nur eine einzige Epidermalzelle über den subepidermalen Rippen auf Kosten der anderen Epidermiszellen erheblich vergrössert ist, sie ragt papillenartig über die Oberfläche hervor und besitzt ebenfalls eine bedeutend verstärkte äussere Wandung. — Vereinzelt schiebt sich zwischen Epidermis und subepidermale Rippe eine einfache Schicht chlorophyllhaltiger Zellen ein, wie sie von E. Gilg für gewisse Restiaceen nachgewiesen wurde, so z. B. bei Acoridium tenellum (Nees) (Taf. XVIII, Fig. 1). Dieses Vorkommen chlorophyllhaltiger Zellen zwischen der Epidermis und den Bastrippen sei hier der Vollständigkeit halber nur erwähnt. Wir werden später an anderer Stelle darauf zurückkommen müssen.

Endlich bleibt uns noch die Abgrenzung der subepidermalen Rippen gegenüber dem umliegenden Chlorophyllgewebe zu besprechen übrig. Nur selten verlaufen die Pallisaden unmittelbar neben den Bastfasern (Ficinia Compargensis (Steud.), manche Fimbristylis spec.), meistens ist zwischen beiden Geweben eine aus sehr grosslumigen, chlorophylllosen, polygonalen Zellen bestehende Parenchymscheide ausgebildet (Taf. XIX, Fig. 4). Gelegentlich kann diese Parenchymscheide auch chlorophyllhaltig sein. Der Inhalt erscheint dann intensiv grün, ohne dass es gelingt, einzelne Chlorophyllkörner zu unterscheiden.

Die mechanischen Gegengurtungen treten als sichel- bis kappenförmige Belege am Xylem und Phloëm der Gefässbündel auf, sind jedoch, wie wir bereits gesehen haben, immer durch die Endodermis von den leitenden Elementen getrennt. Die Frage, ob wirklich mechanische Elemente im Gefässbündel der Monokotylen vorkommen, ist zu verschiedenen Malen bejaht, aber auch von anderen Autoren wieder verneint worden. Die mechanischen Grundelemente, Bast, Collenchym, zu denen wir gelegentlich auch die Steinzellen rechnen können, sind allerdings in den Leitbündeln noch nie nachgewiesen worden. Wir treffen aber in Mestombündeln oft Verstärkungen, denen nur eine mechanische Rolle zukommen kann.

Ganz abgesehen von den sehr mannigfaltigen Verdickungsleisten der Tracheen und Tracheïden, besitzen zahlreiche Cyperaceen zwischen den beiden grossen, seitlichen, überall auftretenden Gefässen ein mechanisch verstärktes Holz-

parenchym. Dasselbe besteht aus langgestreckten prismatischen Zellen mit nicht oder nur schwach keilförmig zugespitzten Enden. Sie sind verholzt, an den Radialwänden mit rundlichen Tüpfeln versehen und oft reichlich mit Stärke angefüllt. Wir haben demnach typisches, allerdings mechanisch verstärktes Holzparenchym vor uns und nicht etwa Bastzellen. Offenbar haben diese mechanischen Verstärkungen den grossen weitlumigen Gefässen einen festen Halt zu geben und dienen so gewissermassen als Sperrbalken für die zwei grossen seitlichen Gefässe.

Die mechanischen Belege des Xylems gehen bei den Cyperaceen nie continuirlich in die des Phloëms über. Ungefähr in der Mitte des Leitbündels erfolgt beim normalen, biegungsfest gebauten Stengel eine Unterbrechung. An dieser Stelle findet der Säfteaustausch zwischen dem Leitbündel und dem anstossenden Parenchymgewebe statt. Die mechanischen Belege des Phloëms sind oft stärker (Fimbristylis glomerata; Fim. triflora etc.) als am Xylem, sowohl wegen ihrer vorgeschobenen mehr peripherischen Lage, als auch wegen der grösseren Zartheit und Schutzbedürftigkeit der Siebröhren und Geleitzellen. Sind die mechanischen Belege bei xerophilen Formen sehr mächtig, der Leitbündelverlauf genähert, so verschmelzen die mechanischen Zellen der einzelnen Leitbündel miteinander und bilden einen sehr unregelmässigen „falschen Skeletring“, wie wir ihn bei Hypolytrum longifolium, Carpha und anderen Formen antreffen. Ich bezeichne diese Form des Skeletsystems als „falschen mechanischen Ring“, weil sie sich durch ihre enge genetische Beziehung zum Leitungsgewebe, sowie durch ihre schwankende Mächtigkeit scharf von dem eigentlichen mechanischen Ring unterscheidet, wie wir ihn z. B. bei den Gramineen in vollkommener Selbstständigkeit und annähernd gleichem Querschnitt sehen. Sehr selten kommt auch ein falscher Skeletring durch Verschmelzung der Gegengurtungen am Xylem zu Stande. Neben diesen extremen Formen finden wir bei den in Sümpfen und stehenden Gewässern wohnenden Vertretern der Familie eine starke Reduction der mechanischen Elemente an den Leitbündeln. Ja hin und wieder unterbleibt die Ausbildung der Gegengurtungen vollkommen, so dass wir reine Mestombündel vor uns haben, wie z. B. bei Ficinia lateralis (Kth.).

Verschiedene Gattungen, wie Fuirena, Kyllingia bristylis, Heleocharis, Ascolepis etc. zeichnen si herrschend durch zart gebaute Formen aus, während C Acoridium, Hypolytrum, einige Eriophorum (Taf. Fig. 3), mehr xerophile Structur besitzen. Diese beiden e Typen werden durch mannigfache Uebergänge verbunden wir jetzt noch einige Aufmerksamkeit zuwenden wolle lassen sich leicht neun Gruppen, von denen jede folgen höhere Stufe mechanischer Leistungsfähigkeit repräsenti stellen. Wir beginnen mit den hygrophilen Gliedern der I

1. Gruppe. Skeletsystem nur als mechanische I an den Leitbündeln. Keine selbstständigen sube malen Rippen. Von diesem Typus sind mir nur zwei B bekannt, Dichromena nervosa (Vahl) (Taf. XVIII, Fig. Dulichium spathaceum (Pers.). Bei Dichromena folgt einschichtige Epidermis ein breiter Chlorophyllring, an w sich wenige, meist nur 7—9 Gefässbündel anlehnen, welcl Theil auch im Assimilationsgewebe eingebettet sind. Eige subepidermale Rippen fehlen also. Das mechanische Syst auf die Phloëmbelege der Gefässbündel beschränkt. Ve die Leitbündel mehr peripherisch, so ist es wohl möglich an einzelnen Stellen scheinbar subepidermale Rippen zu kommen. Wir haben also hier eine auffallend schwache, die centrale Tendenz der mechanischen Elemente vielfa Wurzelstructur oder Rhizome erinnernde Form vor uns.

Das mächtig ausgebildete Assimilationsgewebe lehrt un dass wir es in diesem Falle unzweifelhaft mit einem oberir Organe zu thun haben. Schnitte durch Stolonen und li Stengel unserer einheimischen Gewächse haben meine A bestätigt und gezeigt, dass eine gewisse Analogie mit vor dem Falle nicht zu verkennen ist. Die grösste Verwand zeigten Pflanzen mit kriechendem, zwischen anderen Gew rankendem Stengel, wobei die Uebereinstimmung allerdings vollkommen war, da mir hauptsächlich nur Dikotyledon Vergleichung vorlagen. Bei Dulichium macht sich scho Annäherung an Gruppe 2 und 3 geltend. Unmittelbar der Epidermis verlaufen in kleinen Abständen Gefässb

welche von kleinen mechanischen Belegen begleitet sind. Selbstständig ausgebildete mechanische Elemente fehlen also auch hier vollkommen.

2. *Gruppe.* Abgeplattete, ziemlich weit von einander abstehende subepidermale Rippen. Beispiele sind: Kyllingia aurata (Nees), K. alba (Nees), K. monocephala (L.), Cyperus articularis (L.), Fuirena repens und Ficinia lateralis (Kth.). Bei zahlreichen Fimbristylis spec. besteht das ganze Skeletsystem nur aus subepidermalen Rippen. In dieser Gruppe machen sich namhafte Unterschiede im gegenseitigen Abstand der einzelnen Rippen geltend. Bei den einen Arten beträgt derselbe das vier- bis fünffache des Durchmessers der einzelnen Rippe, bei anderen sind Querschnitt und Abstand annähernd gleich gross. Grosser Wechsel herrscht ferner in der Ausbildung der Gegengurtungen, Formen mit reinen Mestombündeln und solche mit verhältnissmässig starken mechanischen Belegen an Phloëm und Xylem bilden die beiden Extreme. Bei dieser Gruppe, wie auch der nächstfolgenden begegnen wir immer wieder einer architektonischen Eigenthümlichkeit, über deren Bedeutung wir nicht ganz im Klaren sind: es ist die gleichmässige Vertheilung der subepidermalen Rippen an der ganzen Peripherie. Die allgemeinen Bauprincipien verlangen, wie wir gesehen haben, nur eine peripherische Lagerung der mechanischen Elemente biegungsfester Organe, an die Vertheilung derselben stellen sie keine bestimmten Anforderungen.

Unter solchen Umständen sollte man nun z. B. erwarten, dass sich die mechanischen Elemente zu zwei compacten, gegenüberliegenden peripherischen Säulen vereinigten. Das Assimilationsgewebe würde dadurch nicht so sehr zertheilt, die einheitliche Function derselben gefördert, Differenzen im Wassergehalt leichter ausgeglichen, und die mechanische Widerstandsfähigkeit einer solchen compacten Masse wäre entschieden grösser, als die einer einzelnen Rippe. Ich glaube darum, diese gleichmässige Vertheilung der widerstandsfähigen Elemente hat hauptsächlich den Zweck, allfällige Spannungsdifferenzen leichter auszugleichen und ein Collabiren des zarteren Assimilations- und Grundgewebes zu verhindern. Wir können daher sagen: die peripherische Lagerung

der mechanischen Elemente erfolgt im Interesse der allgemeinen Bauprincipien, ihre specielle Vertheilung und Anordnung aber wird hauptsächlich durch localmechanische Bedürfnisse bedingt. Formen mit genähertem Verlauf der abgeplatteten Rippen und verhältnissmässig starken Gegengurtungen führen nun zur dritten Gruppe über.

3. Gruppe. Subepidermale Rippen keilförmig, mehr oder weniger centripetal verlängert, jedoch die Gefässbündel nicht erreichend. Z. B. Cyperus bruneovaginatus (Bklr.), Eriophorum microstachyum (Bklr.), Fimbristylis castanea (Vahl) und Fim. triflorus (Kth.) sind wohl die am stärksten gebauten Arten ihrer Gattung wie auch der ganzen Gruppe, da die einzelnen subepidermalen Rippen nicht nur sehr mächtig sind, sondern sich beinahe gegenseitig berühren.

4. Gruppe. Subepidermale Rippen keilförmig, in directer Verbindung mit den peripherischen Leitbündeln. Z. B. Erioph. angustifolium (Rottb.), Fuirena squarrosa (Mich.), F. umbellata (Rottb.); oft bei Ficinia bulbosa (Nees), Fimbristylis sericea (Brown). Auch in dieser Gruppe, wie bei den nächstfolgenden machen sich namhafte Unterschiede in der Mächtigkeit der Gegengurtungen, in dem Abstand der einzelnen Rippen und in dem Auftreten secundärer mechanischer Elemente geltend.

Diese einzelnen Gruppen sind daher nicht so aufzufassen, als ob jeder einzelne Vertreter einer Gruppe stärker gebaut sei als die der vorhergehenden Gruppen. In der Aufeinanderfolge der Gruppen kommt allerdings eine mechanische Verstärkung zum Ausdruck, dieselbe lässt aber die secundär mechanischen Momente, den Bau der Gegengurtungen, die specielle Anordnung der Rippen etc. unberücksichtigt. Diese können jedoch in ihren Combinationen den relativen Werth des Eintheilungsprincipes bedeutend modificiren.

5. Gruppe. Zwischen je zwei grösseren bis zum Gefässbündel vordringenden Rippen, verläuft noch je eine kleinere Zwischenrippe, wie bei Eriophorum Chamissonis (C. A. Meyer) aus dem Altai.

6. Gruppe. Die subepidermalen Rippen gehen direct in die Gurtungen der Gefässbündel über; so dass die peripherischen Leitbündel ganz von mechanischen Elementen eingeschlossen sind. Es sind meist schon sehr stark gebaute Formen, wie Cyperus diffusus (Vahl), Carpha paniculata (Ph.) lehren.

7. Gruppe. Keilförmige, subepidermale Rippen und Bildung eines falschen mechanischen Ringes durch Verschmelzen der Gegengurtungen. Beispiele sind: Cyperus Luzulae (Rottb.), Eriophorum Virgineum (L.), Psilocarya, Ficinia Compargensis (Steud.), Carpha alpina (R. Br.), zahlreiche Hypolytrum spec., z. B. H. fuscum (Nees). Es sind typische Xerophyten, welche den extremsten Lebensbedingungen angepasst, vorherrschend das Capland, Australien und das Innere von Brasilien bewohnen. Mit ihnen erreichen wir die höchste Stufe mechanischer Ausbildung bei den Cyperaceen. Nur zwei Arten gehen noch einen Schritt weiter. Es sind die beiden einzigen Vertreter der

8. Gruppe. Das mechanische System tritt als ein geschlossener Hohlcylinder auf. Eriophorum filamentosum (Bklr.) (Taf. XVIII, Fig. 3) von der Halbinsel Malacca ist eine sehr abweichende Form. Alle Gewebearten sind mechanisch verstärkt und in concentrischen Kreisen angeordnet. Die zweischichtige kleinzellige Epidermis ist sehr dickwandig, eine grosse Zahl der peripherischen Zellen papillenartig ausgezogen oder zu grösseren einzelligen Trichomen ausgewachsen. Der Chlorophyllring nur 2—3schichtig, die einzelnen Zellen abgerundet oder polyëdrisch, für chlorophyllhaltige Zellen auffallend stark verdickt. Der nun folgende mechanische Ring zeigt eine aussergewöhnliche Mächtigkeit. Die central gelegenen Gefässbündel entbehren einen das Xylem durchziehenden Hohlkanal. Das Holzparenchym ist stark verdickt, die seitlichen Gefässe kleiner und die mechanischen Belege gut ausgebildet. Selbst die Wandungen des centralen Grundgewebes sind stark verdickt. So nehmen denn alle Gewebe am mechanischen Aufbau mehr oder weniger Antheil. Mit dem Auftreten des mechanischen Ringes macht sich die noch grössere peripherische Tendenz des Assimilationsgewebes geltend,

dasselbe rückt als geschlossener Chlorophyllring unmittelbar unter die Epidermis, indessen der Skeletring erst in zweiter Linie folgt, was er aber an peripherischer Lagerung eingebüsst, wird durch grössere Mächtigkeit ersetzt. Dieser Wettstreit zwischen Chlorophyllgewebe und Skeletsystem kommt aber hier auch noch in der Form der assimilirenden Zellen zum Ausdruck. Das Assimilationsgewebe hat seine peripherische Lagerung nur auf Kosten seiner Zellform behaupten können. Das Querschnittsbild macht geradezu den Eindruck, als werde das Assimilationsgewebe von dem nach Aussen strebenden Skeletring gegen die Epidermis gedrückt. — Die zweite Form mit Skeletring zeigt ganz andere Verhältnisse. Hatten wir es bei Eriophorum filamentosum (Bklr.) entschieden mit einem oberirdischen, biegungsfesten Stengel zu thun, so finden wir bei Ficinia ramosissima (Brown) vom Cap der guten Hoffnung manche Anklänge an Rhizomconstructionen. Hiermit stimmt denn auch die kurze Notiz im II. Bd. von C. S. Kunth „Enumeratio plantarum omnium" 1837 gut überein. Als Standortsangabe dieser Pflanze lesen wir hier nur „in rupestribus". Von eigentlichen Epidermiszellen ist am ausgewachsenen Stengel keine Spur mehr zu finden, auch das Chlorophyllgewebe fehlt vollkommen. An der Peripherie sehen wir einen mehrschichtigen braunen Ring stark verdickten, langgestreckten Parenchyms. An diesen Ring schliessen sich die typischen mechanischen Zellen an, welche einen geschlossenen Hohlcylinder bilden und auch noch zwischen die perixylematischen Leitbündel vordringen. Das centrale Grundgewebe besteht endlich aus dickwandigen, stärkeführenden, etwas gestreckten Parenchymzellen. Der Stengel zeigt somit neben seiner Rhizomnatur in seinen Lagerungsverhältnissen, wie in dem Bau der einzelnen Gewebe stark ausgeprägte xerophile Anpassungsmerkmale und weicht dadurch stark von den übrigen Ficinia spec. ab.

9. Gruppe. Localisirte Ausbildung des Skeletsystems. Die mechanischen Elemente sind nicht mehr, wie bei den vorhergehenden Gruppen, über die ganze Peripherie annähernd gleichmässig vertheilt, sondern an bestimmten Stellen concentrirt. Diese localisirte Ausbildung des Skeletsystems steht im engsten

Zusammenhang mit der Querschnittsform des Stengels. Sobald die Achse nicht mehr annähernd rund, sondern eckig oder kantig ist, wird die Distanz zwischen den peripherischen Punkten und der Neutralen eine variable. Damit ist die Bevorzugung einzelner hervorragender Stengelpartien durch das mechanische System gegeben. Die dazwischen liegenden Theile besitzen dagegen keine oder nur sehr reducirte subepidermale Rippen. Eine solche Concentration der mechanischen Elemente können wir schon am ovalen Stengel bei Heleocharis Balansaeana (Bklr.) und an Hel. sulcata (Nees) beobachten. An den beiden etwas vorgezogenen Enden verlaufen die subepidermalen Rippen viel gedrängter, sie verschmelzen theilweise miteinander und bekunden so eine deutliche Tendenz zur Bildung zweier mächtiger mechanischer Sicheln. Beim dreikantigen Stengel, wie wir ihn bei Heleocharis fistulosa (Nees), Pentastichia flavida (Nees) und Fuirena coerulescens (Steud.) antreffen, ist der Gegensatz noch ausgesprochener, die mechanischen Elemente treten an den Kanten als drei mächtige Säulen auf, indessen die subepidermalen Rippen auf den Seitenflächen meist ganz verschwunden oder doch so schwach sind, dass sie für die allgemeine Festigkeit nur von ganz untergeordneter Bedeutung sein können. Noch ausgeprägter wird diese Concentration am vierkantigen Stengel, welcher oft flügelartig ausgezogen ist, so bei Heleocharis quadrangulata (Brown). Die Leitbündel der vier Kanten tragen mächtige Gegengurtungen, indessen die anderen Bündel meist reine Mestombündel sind. Einen ganz eigenthümlichen K-förmigen Querschnitt mit Concentration der mechanischen Elemente an den vier vorspringenden Punkten zeigt: Fimbristylis miliacea (Vahl). Der Querschnitt des Stengels einzelner Cyperaceen ist sogar 5- (Ficinia silvatica) (Kth.), ja selbst 6—7strahlig (Hemichlaena angustifolia) (Schrad.).

Unter dem reichhaltigen Material des königlichen Herbariums in Berlin fand ich auch eine Cyperacee von Manilla, A c o r i d i u m t e n e l l u m (Nees) (Taf. XVIII, Fig. 1), welche schon ihrer interessanten morphologischen Verhältnisse wegen unsere volle Aufmerksamkeit verdient. Ich konnte diese Art in keinem der mir zugänglichen Werke verzeichnet finden, vielleicht ist sie jetzt unter anderem Namen in einer anderen Familie eingeordnet.

Taf. XVIII, Fig. 1 zeigt uns einen Querschnitt durch diese interessante Pflanze. Der sehr dünne Stengel ist mit einem mächtig entwickelten Blatt einseitig verwachsen, so dass das Blatt den rudimentären Stengel scheidenartig umgiebt. Der Stengel wird beinahe vollkommen vom Blatt eingeschlossen, nur der der Verwachsungsstelle gegenüberstehende Theil ragt frei vor. Ein an dieser Stelle oft auftretendes, braunes Gebilde bin ich geneigt als ein zweites gegenständiges, frühzeitig abgestorbenes Blatt anzusehen. Jedenfalls sind diese allgemeinen Verhältnisse allein schon von hervorragendem Interesse; entwickelungsgeschichtliche Studien müssen hier interessante Thatsachen zu Tage fördern. Der centrale Stengel besteht nur aus Bastzellen, dem Leitungssystem und der stark verdickten Epidermis. Das Grundgewebe dagegen fehlt vollkommen, und die assimilatorische Thätigkeit ist auf wenige dickwandige chlorophyllhaltige Zellen (Taf. XVIII, Fig. 2) am freien Ende des Stengels beschränkt. Wir werden kaum fehl gehen, wenn wir dieselben als letzte Ueberbleibsel des im Verlauf der phylogenetischen Entwickelung allmählich vollkommen reducirten Assimilationsgewebes ansehen. Die vier Gefässbündel, wovon die zwei seitlichen bedeutend grösser, zeichnen sich durch ihr ungewöhnlich stark entwickeltes Phloëm (Taf. XVIII, Fig. 1) aus. Das spärliche Chlorophyll des Stengels kann für die Assimilation gar nicht in Betracht kommen, zudem sind diese chlorophyllhaltigen Zellen vom Leitungsgewebe durch eine mehrschichtige Lage mechanischer Zellen getrennt. Die plastischen Baustoffe des Stengels können daher nur aus dem Blatt stammen und müssen zuerst nach dem Rhizom wandern, um von hier nach dem Blüthenstand gelangen zu können. Ganz besonderes Interesse verdient die Verwachsungsstelle von Blatt und Stengel, wie sie uns Taf. XVIII, Fig. 2 sehr stark vergrössert zeigt. Beide Epidermen vereinigen sich hier in einer Länge von 7—10 Zellen. Es tritt also keine einheitliche Epidermis auf, sondern deren zwei, welche sich continuirlich in die Epidermis des Stengels resp. des Blattes verfolgen lassen. Bei scharfer Einstellung lassen sich sogar noch einzelne Trennungsspalten (Taf. XVIII, Fig. 2) constatiren. An dieser Verwachsungsstelle sind ferner noch einige sehr kleinlumige Zellen mit einzelnen Chlorophyllkörnern von Bedeutung,

sie liegen unmittelbar unter der Epidermis des Stengels und sind ebenfalls noch als ein weiterer spärlicher Rest des reducirten Assimilationsgewebes aufzufassen. Das Blatt besitzt an seiner Innenseite, welche morphologisch der Oberseite entspricht, ein sehr reich entwickeltes, dünnwandiges Wassergewebe. Da Blatt und Stengel ein einheitliches Gebilde darstellen, so übernimmt die Aussenseite (Unterseite) des Blattes, als der von der neutralen Linie am meisten entfernte Theil, hauptsächlich mechanische Function. 10—14 subepidermale Rippen, welche je nach ihrer Grösse 1—3 Gefässbündel einschliessen, sorgen für die Biegungsfestigkeit des ganzen Sprosses. Auch die äussere Epidermis des Blattes zeigt in der sehr stark verdickten Aussenwand, der mächtigen Cuticula xerophile Merkmale. In den Ausbuchtungen der Epidermis haben wir endlich die spärlichen Stomata in trichterförmigen Vertiefungen eingesenkt zu suchen. Der noch übrige Raum zwischen Epidermis, subepidermalen Rippen und Wassergewebe erfüllt das Assimilationssystem. Auf S. 508 haben wir ferner bereits erwähnt, dass sich zwischen Epidermis und subepidermale Rippen eine einzellige Schicht chlorophyllhaltiger Zellen einschiebt. Acoridium tenellum (Nees) zeigt also nicht nur morphologisch und anatomisch sehr aberrante Verhältnisse, sondern ist auch noch ein ausgesprochener Xerophyt. Auf zwei Punkte von allgemeinerem Interesse möchte ich jedoch noch aufmerksam machen. Der eine betrifft die ausserordentliche Entwickelung des Phloëms in den Gefässbündeln des Stengels. Ich habe bereits angedeutet, dass der Stengel wie bei Heleocharis direct in den terminalen Blüthenstand ausläuft. Beide Genera entbehren stengelständiger Blätter, ja sogar die Involukralhülle fehlt entweder vollkommen oder ist doch nur rudimentär. In beiden Fällen sehen wir eine schwächere Ausbildung des Xylems gegenüber dem Phloëm. Aus mannigfachen Vergleichungen glaube ich sogar schliessen zu können, dass die Verstärkung des Phloëms Hand in Hand geht mit der Reduction der Blattorgane am Stengel; ein Resultat, dass uns nicht sehr verwundert. Es ist ja allgemein bekannt, dass die Blätter als Hauptsitz der Assimilation sehr Wasser bedürftig sind. Durch eintretenden Wassermangel im Chlorophyllgewebe würde aber die ganze Lebensthätigkeit der Pflanze in Frage gestellt. Um

Wassermangel zu verhüten sind daher im Blatt nicht nur Wasser speichernde Gewebe ausgebildet, sondern neben ihnen spielt auch noch die Wasserleitung, welche hauptsächlich durch die Tracheen und Tracheïden des Xylems erfolgt, eine hervorragende Rolle. An blattlosen Stengeln ist ein so intensives Bedürfniss nach Wasser nicht vorhanden. Das Xylem tritt dem entsprechend zurück, im gleichen Grade aber wird das Phloëm verstärkt, da die in den Samen aufzuspeichernden Reservestoffe hauptsächlich Proteïne sind, welche nur durch die Siebröhren in die Blüthenregion gelangen können.

Auch die Vertheilung der mechanischen Elemente verdient noch einige Beachtung. Wir haben bereits gesehen, dass die peripherischen Theile des Blattes im Interesse des ganzen Sprosses biegungsfest gebaut sind. Wir fragen uns nun: Welche Bedeutung kommt denn dem sehr entwikelten centralen Skeletsystem des Stengels zu? Meines Erachtens kommen hier hauptsächlich zwei Fälle in Betracht. Entweder ist dieses centrale Skeletsystem einfach eine Reminiscenz früherer Verhältnisse und daher von untergeordneter Bedeutung; vielleicht aber deutet uns diese centrale mechanische Verstärkung auch an, dass dieses Gebilde nicht nur biegungsfest, sondern auch in hohem Maasse zugfest gebaut ist. Um diese Frage beantworten zu können, bedarf es vorerst einer genaueren Kenntniss der biologischen Verhältnisse, unter denen die Pflanze vegetirt und sorgfältiger embryologischer Studien.

Wir haben bereits gesehen, dass den Gegengurtungen, neben ihrer allgemeinen mechanischen Function, auch noch eine localmechanische Bedeutung zukommt. Solche secundär-mechanische Einrichtungen sind bei den Cyperaceen sehr verbreitet. Von den mechanischen Verstärkungen der Epidermis und der Endodermis sehen wir hier natürlich ganz ab. Nur ganz vereinzelt z. B. bei Ficinia radiata (Kth.) und Heleocharis cellulosa (Forrey) wird das zarte Chlorophyllgewebe von einzelnen Baststrängen durchsetzt. Häufiger durchziehen dagegen die Bastfasern, zu ansehnlichen Strängen vereinigt, das centrale Grundgewebe. Diese Centralstränge sind ganz besonders für zahlreiche Fimbristylis spec. charakteristisch. Auch das Grundgewebe selbst scheint durch seine stark verdickten Wandungen, Fim-

bristylis pauperata (Böklr.) und Fimbristylis asperrima (Bklr.), gelegentlich mechanische Nebenfunctionen zu übernehmen.

Die vergleichende Anatomie der Cyperaceen bietet uns in der Verbindung xerophiler und hygrophiler Merkmale häufig auch schwer zu entziffernde Gegensätze. Auffallend ist z. B. bei Fimbristylis sericea (Brown) der Contrast zwischen dem stark gebauten Stengel und der zarten Blattstructur. Dieser Widerspruch wird wahrscheinlich dadurch bedingt, dass das Blatt vor Eintritt der trockenen Jahreszeit bereits abstirbt, indessen der Stengel bis zur Fruchtreife noch fortvegetirt. Macht sich hier der Contrast bereits innerhalb derselben Pflanze, aber auf zwei Organe vertheilt geltend, so kommt er bei Fimbristylis leucostachya (Ret. S.) schon im Bau des Stengels selbst zum Ausdruck. Die starken sehr genäherten subepidermalen Rippen mit ihren kräftigen Gegengurtungen an den peripherischen Leitbündeln contrastiren stark mit der Zartwandigkeit und dem lockeren Bau der übrigen Gewebe. Der mächtige centrale Hohlkanal, die Mestombündel im mittleren Theil des Stengels, der nie fehlende Hohlkanal im Xylem der Gefässbündel, die Dünnwandigkeit des Grundgewebes sind alles Merkmale, welche an eine lacustre, an Feuchtigkeit reiche Lebensweise erinnern. Die Pflanze stammt aus dem Orinocogebiet und wird hier wahrscheinlich Sümpfe bewohnen, welche von Zeit zu Zeit theilweise austrocknen, wodurch eine Verstärkung des mechanischen Systems veranlasst sein könnte. Ueberhaupt finden solche Gegensätze in den Structurverhältnissen voraussichtlich immer in den jeweiligen Lebensbedingungen der betreffenden Pflanzen ihre natürliche Erklärung. Da wir aber die Biologie der meisten tropischen Gewächse nur sehr oberflächlich kennen, so lassen sich diese, scheinbar widersprechenden Verhältnisse vorläufig nur durch Analogieschlüsse — welche natürlich keinen Anspruch auf absolute Richtigkeit besitzen — einigermassen verständlich machen.

Es bleiben uns endlich noch einige abweichende Fälle zu besprechen übrig. Schon in Acoridium tenellum (Bklr.) und Ficinia ramosissima (Brown) haben wir zwei Cyperaceen kennen gelernt, bei welchen neben Biegungsfestigkeit wahrscheinlich auch noch Zugfestigkeit in Betracht kommt. Dementsprechend zeigt der anatomische Bau auch namhafte Analogien mit zugfest

gebauten Rhizomen. Mehrere andere Cyperaceen schliessen sich nun diesen Formen an. Ficinia silvatica (Kth.), eine Waldpflanze des Caplands, fällt ganz besonders durch die mechanische Verstärkung und die durchaus centrale Lage der Leitbündel auf. Das eigentliche Skeletsystem ist auf fünf schwache subepidermale Rippen beschränkt. So deutet die allgemeine Gewebelagerung auch hier darauf hin, dass die Lebensbedingungen dieser Pflanze weniger Biegungsfestigkeit als Zugfestigkeit erfordern. So viel können wir jedenfalls aus dem anatomischen Bau ersehen, dass wir es hier mit einer eigenthümlichen Form zu thun haben, welche auf abweichende Lebensverhältnisse hinweist. Eine ähnliche Tendenz der Gefässbündel und damit auch der Bastfasern, im Stengelcentrum zu verlaufen, beobachten wir bei Cyperaceen noch hin und wieder. Im Anschluss an Ficinia silvatica (Kth.) sei nur noch Cyperus junciformis (Desf.), C. pannonicus (Jacq.) und Carpha alpina (Nees) erwähnt. Hemichlaena capillifolia (Schrad.) geht noch einen Schritt weiter. Die centralen Gefässbündel werden von einer gemeinsamen Endodermis umschlossen, indessen das Chlorophyllgewebe nur noch in Spuren vorhanden ist. So sehr auch dieser centrale Fibrovasalstrang auf Zugfestigkeit berechnet ist, so deuten die 4—7 noch vorhandenen subepidermalen Rippen doch darauf hin, dass der Stengel nebenbei noch den Gesetzen der Biegungsfestigkeit zu entsprechen hat. Die centrale Lage der Gefässbündel, ihre perixylematische Structur und die centrale Concentration der mechanischen Elemente zeigen uns wieder eine ausgesprochene Annäherung an Rhizombildungen. Der ganze Bau würde vielleicht am besten einem rankenden Stengel entsprechen, indem durch das Anziehen der Ranken die Zugfestigkeit, durch das freie Schweben der Stengelstücke zwischen den Festigkeitspunkten aber in zweiter Linie auch noch die Biegungsfestigkeit in Betracht kommen. Aehnliche Verhältnisse finden wir wieder bei Ficinia radiata (Kth.), die zahlreichen subepidermalen Rippen und die starken, zum grossen Theil miteinander verwachsenen Gegengurtungen der peripherischen Leitbündel entsprechen dem Gesetz der Biegungsfestigkeit, andererseits sind aber auch die innersten Leitbündel mit aussergewöhnlich starken Gegengurtungen versehen, welche unmöglich nur localmechanischer Natur sein

können. Endlich möge noch Fimbristylis asperrima (Bklr.) erwähnt werden, eine Pflanze, die insofern ganz abnorme Verhältnisse zeigt, als alle peripherischen Theile von auffallend zarter Structur sind und demnach entschieden auf eine ausgesprochene Sumpfpflanze hindeuten. In vollkommenem Widerspruch steht dazu der starke Bau des centralen Grundgewebes. In seinen peripherischen Theilen sind die Zellwände noch zart, die Membranen der mehr centralen Zellen dagegen ungemein stark verdickt.

3. Assimilations- und Leitungssystem.

Da Assimilations- und Leitungssystem bei vielen Scirpoideen in einem so engen Verhältniss zu einander stehen, dass eine getrennte Betrachtung kaum durchführbar wäre, so wird es angezeigt sein, diese zwei auch sonst so eng miteinander verbundenen Gewebesysteme gleichzeitig zu behandeln. Haberlandt war es, der, wie bereits schon erwähnt, zuerst bei einigen Cyperaceen auf das eigenthümliche Auftreten einer einzelligen Chlorophyllschicht innerhalb der Schutzscheide aufmerksam machte (Taf. XIX, Fig. 8). Da mit dem Auftreten dieser subendodermalen Chlorophylllage immer ein Fehlen der bei sämmtlichen Cyperaceen sonst stets stark ausgeprägten äusseren Parenchymscheide Hand in Hand geht, so führe ich für sie die Bezeichnung „innere Parenchymscheide“ oder, da sie stets chlorophyllführend ist, „Chlorophyllscheide“ ein. Diese innere Parenchymscheide steht nun zu dem specifischen Assimilationssystem in einem mehr oder weniger ausgeprägten engeren Verhältniss, indem bei den Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide die Pallisaden stets radial um die betreffenden Leitbündel gestellt sind (Taf. XIX, Fig. 1). Bei allen übrigen Scirpoideen, von denen ich beispielsweise Cyperus alternifolius (L.), C. textilis (Thumb.), C. Luzulae (Rottb.), ferner die Gattungen Eriophorum, Ficinia und Carpha erwähne, ist eine so frappante Beziehung zwischen Parenchymscheide und Pallisadengewebe nicht zu beobachten.

Die allgemeine Gewebeanordnung gewährt hier ein ganz anderes Bild (Taf. XIX, Fig. 2). Unter der Epidermis und den subepidermalen Rippen finden wir einen geschlossenen, mehr

oder weniger mächtigen Assimilationsring, dessen Zellelement
zur Oberfläche des Organs rechtwinkelig angeordnet sind; d
Gefässbündel verlaufen im centralen Grundparenchym oder wen
auch einzelne das Chlorophyllgewebe durchziehen, so bleiben di
angrenzenden Pallisaden doch ihrer allgemeinen Orientirung tre
Ganz anders bei Cyperus Papyrus (L.), C. Jacquini, C. capitatu
und den Gattungen Kyllingia, Ascolepis, Fimbristylis u. s. w
Hier beobachten wir so viele gesonderte Assimilationscentren
als peripherische Leitbündel vorhanden sind. Jedes Gefässbünde
besitzt demnach drei deutliche Scheiden: zuerst die innere chloro-
phyllhaltige Parenchymscheide, dann die mehr oder weniger stark
verdickte, kleinlumige Schutzscheide und endlich den Pallisaden-
ring mit seinen zum Leitbündel radial angeordneten Zellelementen
Also in beiden Fällen eine radiale Anordnung der assi-
milirenden Zellen, entweder radial in Bezug auf der
Stengelquerschnitt — dann besitzen aber die Leit-
bündel stets eine äussere chlorophylllose Parenchym-
scheide —, oder radial in Bezug auf die einzelnen Leit-
bündel, diese aber mit innerer chlorophyllhaltiger
Parenchymscheide. — Es ist jedoch zu betonen, dass neben
der strahligen Anordnung der Assimilationszellen, welche aller-
dings bei den Cyperaceen beinahe immer auftritt, gelegentlich
auch noch andere Orientirungen vorkommen können, dieselben
beziehen sich jedoch vorwiegend auf die Blattanatomie und
werden deshalb später zur Sprache kommen.

Was nun das Auftreten der inneren Parenchymscheide be-
trifft, so haben unsere, sich auf ca. 300 Scirpoideen erstreckenden
Untersuchungen eine bei dieser Pflanzenfamilie ungeahnte Ver-
breitung feststellen können. Von höchstem Interesse ist die
Thatsache, dass mit Ausnahme der artenreichen Gattungen
Cyperus, Heleocharis und Scirpus sämmtliche Arten innerhalb
jeder einzelnen Gattung entweder im Besitz der inneren Paren-
chymscheide sind oder dieselbe in allen ihren Vertretern durch-
gehends vollkommen entbehren. Lipocarpha, Hemicarpha, Asco-
lepis, Kyllingia, Fimbristylis sind Gattungen, deren sämmtliche
Vertreter eine wohl entwickelte Chlorophyllscheide zeigen.
Hypolytrum, Ficinia, Eriophorum, Fuirena, Scirpus nebst den
kleinen, zum Theil monotypischen Genera Dichromena, Psilocarya,

Carpha, Dulichium, Hemichlaena, Androtrichum und Acoridium sind jenen gegenüberzustellen, indem sie alle der inneren Parenchymscheide entbehren, dafür aber die äussere Parenchymscheide besitzen. Diese Aufzählung scheint nun allerdings sehr zu Gunsten der Formen mit äusserer Parenchymscheide auszufallen; dem ist aber in Wirklichkeit nicht so. Wenn wir statt der Gattungen, die Artenzahl der Vertreter jeder Gruppe miteinander vergleichen, so kommen wir annähernd zu dem Verhältniss 4 : 5, das heisst auf neun Formen kommen durchschnittlich vier mit innerer und fünf mit äusserer Parenchymscheide. Das Vorkommen der inneren Parenchymscheide mag sich daher beinahe auf die Hälfte aller Scirpoideen erstrecken und somit etwa 400 Arten umfassen.

Es muss auffallen, dass ein so tiefgreifender Unterschied in der Gewebeanordnung bisher nahezu unberücksichtigt geblieben ist. Diese Thatsache mag einerseits dadurch begründet sein, dass die Cyperaceen in scharfem Gegensatz zu den Gramineen bisher in jeder Beziehung nur ungenügend bearbeitet worden sind, andererseits haben die wenigen Autoren, welche auf diesem Gebiete thätig waren, meist sehr eng umgrenzte Themata gewählt. Duval-Jouve hat in den „Mémoires de l'academie de Montpellier" zu wiederholten Malen Untersuchungen über die Cyperaceen publicirt. In seiner Abhandlung: „Etudes histotaxiques des Cyperus de France" ist er bestrebt, für die Cyperus-Arten von Frankreich auf Grund anatomischer Merkmale eine analytische Tabelle aufzustellen. Wir lesen, gewissermassen als kurzer Abriss der ganzen Abhandlung, an deren Spitze: „Un centimètre d'une partie quelconque, racine, rhizome, chaume, feuilles, suffit pour déterminer un Cyperus." Aus dem Text, sowie aus den beigelegten sorgfältig ausgeführten Tafeln (Tome VIII, planches XXI u. XXII) ersehen wir, dass sich obigem Autor die beiden beschriebenen Typen auch für die französischen Vertreter der Gattung Cyperus aufgedrängt haben. Auf diesen Tafeln erkennen wir bereits die radiale Anordnung der Assimilationselemente um die Gefässbündel für Cyperus globosus, C. longus, C. serotinus etc., auch die Ausbildung von zweierlei Gefässbündeln — die wir demnächst einlässlich besprechen werden — ist angegeben; die innere Parenchymscheide aber konnte ich weder

im Text, noch unter den Abbildungen auffinden, und doch ist dieselbe ganz entschieden das bedeutendste histologische Element. Ich stehe nicht an, ihr Auftreten geradezu als bestimmendes Moment sowohl für die abweichende Anordnung der Pallisaden, als auch für die Ausbildung von zweierlei Gefässbündeln hinzustellen. Jedenfalls steht ein enger Zusammenhang zwischen diesen drei Momenten ausser jedem Zweifel. Doch später hierüber Weiteres. Nebenbei sei noch bemerkt, dass auf Taf. XXI, Fig. 8 die acht grünen, mit *f* bezeichneten Zellen ausserhalb der Schutzscheide liegen und daher den eigentlichen Pallisaden entsprechen, daneben ist aber in dieser Figur zwischen Endodermis und Phloëm eine deutlich differenzirte, jedoch nicht grün gefärbte Zellschicht eingezeichnet, dieselbe würde der inneren Parenchymscheide entsprechen. Aus den Abhandlungen von Duval-Jouve entnehme ich aber, dass, dem allgemeinen Bau entsprechend, die innere Parenchymscheide nicht auf die Scirpoideen beschränkt ist, sondern auch noch bei einigen typischen Carices, wie z. B. bei Galilea mucronata[1]), wiederkehrt. Auf Verbreitung und Rolle der inneren Parenchymscheide bei den Caricoideen kann ich in dieser Arbeit jedoch unmöglich eingehen.

Anfangs lag die Vermuthung nahe, dass eine so ausgesprochene, sonst in keiner anderen Pflanzenfamilie wiederkehrende anatomische Differenzirung nur eine beschränkte Verbreitung besitzen könne, dass sie als das Resultat eines mächtigen Endemismus, eines selbstständigen Schöpfungsheerdes aufzufassen sei. Als aber die Zahl der Formen mit innerer Parenchymscheide sich mehr und mehr häufte, als bald Formen aus Centralafrika [Kyllingia squamulata (Vahl)]; aus Indien [Kyllingia brevifolia (Rottb.)] oder wieder aus dem südlichsten Afrika [K. alba (Nees)]; als ferner zahlreiche Species aus Nord- und Südamerika [z. B. Fimbristylis castanea (Vahl), Heleocharis capitata (R. Br.)], ja, als auch einige der gewöhnlichsten europäischen Formen, wie

1) Der Güte von Herrn Dr. H. Christ in Basel verdanke ich einige Exemplare von Galilea mucronata, an denen ich nicht nur die Beobachtungen von Duval-Jouve bezüglich der allgemeinen Gewebelagerung bestätigen konnte, sondern auch unzweifelhaft die innere Parenchymscheide erkannte.

Cyperus flavescens (L.), C. pannonicus (Jacq.) und der im Mittelmeergebiet heimische C. Papyrus (L.) sich als hierher gehörig entpuppten, trotzdem sie scheinbar unter denselben gemässigten Verhältnissen leben wie ihre nächsten Verwandten C. longus und C. fuscus (L.) — als mir endlich auch Formen, die über ganze Erdtheile verbreitet sind, oder sogar kosmopolitische Arten, wie Cyperus rotundus (L.) und Fimbristylis polymorpha, die als wahre Ubiquisten über sämmtliche Erdtheile, in den Tropen, den Subtropen und gemässigten Zonen verbreitet sind, und nur den polaren und arktischen Gegenden fehlen, bekannt wurden, da konnte von einer endemischen, einer localen Erscheinung gewiss keine Rede mehr sein. — Die weite, beinahe kosmopolitische Verbreitung der Formen mit innerer Parenchymscheide, ihre verhältnissmässig grosse Zahl, der überall streng durchgeführte, höchst bezeichnende anatomische Bau musste zu der Ansicht führen, dass wir es hier mit einer phylogenetisch selbstständigeren Gruppe innerhalb der Cyperaceen zu thun haben, einer Gruppe, die sich schon sehr früh von den typischen Cyperaceen abgetrennt hat. Die gemeinsamen Züge, welche sie alle auf den ersten Blick verbindet und von den übrigen Vertretern ihrer Familie scharf trennt, sind zu auffallend und rechtfertigen gewiss die Annahme, dass sie entwickelungsgeschichtlich zusammengehören. Wie Schwendener gezeigt hat, lässt die Gattung Juncus, obwohl habituell einheitlich, doch anatomisch deutlich zwei Formen, die dieser bewährte Autor als Liliaceen und eigentlichen Juncus-Typus bezeichnet, unterscheiden. So hat auch hier die Anatomie eine ähnliche Zweitheilung innerhalb einer morphologisch scheinbar einheitlichen Gruppe nachgewiesen.

Wir haben bereits gesehen, dass die innere Parenchymscheide stets chlorophyllhaltig ist und darum auch den Namen Chlorophyllscheide führt. Dieses Chlorophyll unterscheidet sich aber wesentlich von denjenigen des typischen Assimilationsgewebes. Eine einigermassen starke Vergrösserung lässt bei Pallisadenzellen deutlich die einzelnen wandständigen, ovalen Körner erkennen, während bei derselben Vergrösserung das Blattgrün der inneren Parenchymscheide nicht weiter aufgelöst wird, sondern einfach als mehr oder weniger intensiv grüner

Inhalt erscheint. Volkens macht in seiner Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf eine analoge Differenzirung zwischen dem Pallisadenchlorophyll und demjenigen der äusseren Parenchymscheide bei gewissen Steppenpflanzen aufmerksam. Er fand hier das Blattgrün in den Pallisadenzellen viel feinkörniger als in der äusseren Parenchymscheide, überhaupt führt letztere meist gar kein Chlorophyll, und gerade bei den Cyperaceen entbehrt sie des Blattgrüns, soviel mir bekannt, immer. Das Blattgrün der Chlorophyllscheide war ferner bei dem von mir vorwiegend benützten Herbarmaterial in seiner Farbe gewöhnlich noch sehr gut erhalten. Selbst bei älteren Exemplaren war der Inhalt oft noch schön grün, indessen das Chlorophyll des typischen Assimilationsgewebes bereits vollkommen zersetzt war, so dass das typische Chlorophyllgewebe nur noch nach seiner Lage, an der Pallisadenform der Zellen und an allfällig reichlicheren Gerbstoffeinschlüssen erkannt werden konnte. Das Blattgrün der Chlorophyllscheide unterscheidet sich also durch seine andere Beschaffenheit und seine schwerere Zersetzbarkeit von dem Pallisadenchlorophyll.

Diese soeben erwähnten Eigenschaften des Blattgrüns der Chlorophyllscheide, sowie die Thatsache, dass mit dem Auftreten der inneren Parenchymscheide das typische Assimilationsgewebe stets sehr reducirt ist, also nicht in einem geschlossenen, oft mächtigen Ring, wie bei den übrigen Cyperaceen auftritt, scheint auf eine erhöhte assimilatorische Thätigkeit des Chlorophylls der inneren Parenchymscheide hinzudeuten. Man vergegenwärtige sich einen Cyperus, wie die Papyrusstaude, eine der grössten, stattlichsten Formen des ganzen Geschlechts, sie bedarf doch gewiss eines wohl ausgebildeten Assimilationsgewebes? Aber nein, auch bei ihr ist dasselbe auf je einen Kranz von Pallisaden um die peripherischen Leitbündel beschränkt und doch haben wir es hier gewiss nicht mit einem Schmarotzer oder Halbparasiten zu thun. Aber auch noch andere Momente sprechen für eine assimilatorische Thätigkeit der inneren, grünen Parenchymscheide. So können wir immer wieder beobachten, wie mit dem genäherten Verlauf der Gefässbündel, d. h. mit der Vermehrung der einzelnen Assimilationscentren resp. des Pallisadengewebes, die innere Parenchymscheide

allmählich kleiner wird, indessen die leitenden Elemente des Bündels wieder an Boden gewinnen. Andererseits finden wir die innere Parenchymscheide im Stengel meistens kleiner und weniger ausgepägt, als im specifischen Assimilationsorgan, im Blatt. Hier sind die inneren Parenchymzellen, ganz besonders bei den kleineren im Querschnitt annähernd runden Leitbündeln sehr voluminös und beanspruchen so einen sehr grossen Theil des Raumes innerhalb der Schutzscheide, so dass nur noch wenig Platz für die eigentlichen Gefässbündelelemente übrig bleibt; ja es sind mir Fälle vorgekommen, wo dann das ganze Leitbündel auf ein einziges Gefäss reducirt war. — Hiermit habe ich auch die einzige Thatsache erwähnt, welche bei diesen Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide möglicher Weise für eine erhöhte assimilatorische Thätigkeit des Blattes sprechen könnte. In Bezug auf das typische Assimilationssystem sind bei diesen Formen sonst Stengel und Blatt ungefähr gleich ausgerüstet, während bei allen übrigen Cyperaceen, wenigstens wenn wirkliche Blätter ausgebildet werden, die assimilatorische Thätigkeit auch vorwiegend den Blättern übertragen wird, wogegen das Chlorophyllgewebe im Stengel sehr zurücktritt. Alle diese Thatsachen bestärkten in mir die Vermuthung, dass der inneren Parenchymscheide, als einem stärkeren Assimilator, die Aufgabe zukommt, das durch seine eigenthümliche Anordnung quantitativ verminderte Assimilationsgewebe theilweise zu ersetzen. — Es sprechen nun allerdings sehr gewichtige Gründe gegen diese Annahme. Wir fragen uns, wie die nöthige Luft und das nöthige Licht zu diesen Zellen komme? Was nun die Luft betrifft, so wird bei den meisten dieser Formen das Xylem der Gefässbündel von einem ansehnlichen Luftkanal durchzogen, welcher als eine Art Luftreservoir aufzufassen wäre, dem die innere Parenchymscheide die zum Assimilationsprocess nöthige CO_2 entnimmt, die ja zudem ausserordentlich leicht diffundirbar ist. Auch die beiden seitlichen Gefässe, welche uns bei lebenden Pflanzen als Jamin'sche Kette entgegentreten, werden einen gewissen Luftvorrath aufzuspeichern im Stande sein. Andererseits ist die mehr oder weniger stark verdickte Schutzscheide gewiss nicht im Stande, die Lichtwirkung aufzuheben, so wenig als das bei einer stark cuticularisirten und

verdickten Epidermis der Fall ist. Die Schutzscheide, welche häufig durch ihre gelbe Färbung auffällt, kann, wie z. B. das Anthocyan, das Chlorophyll vor zu intensiver, schädlicher Wirkung der Sonnenstrahlen schützen.

Die zur Lösung der Frage veranstalteten Experimente und Versuche haben leider nicht zu einem befriedigenden Resultate geführt. So einfach die theoretische Lösung an und für sich wäre, so schwierig ist dagegen die praktische Durchführung wegen der damit unterlaufenden, nicht zu umgehenden Fehlerquellen. So haben denn sowohl die von Engelmann angewandte Bakterienmethode, nach welcher wegen des Sauerstoffbedürfnisses der Bakterien diese Organismen sich da am zahlreichsten einstellen, wo die stärkste Sauerstoffentwickelung stattfindet, das heisst, wo die assimilatorische Thätigkeit des Chlorophylls am intensivsten ist — als auch die noch einfachere Bläschenmethode[1]), bald zu Gunsten meiner Vermuthung gesprochen, bald aber auch gar keine Resultate ergeben. Die beiden in ihrer Assimilationsthätigkeit miteinander zu vergleichenden Zellcomplexe sind leider nur durch eine einzellige Zelllage, durch die meist kleinzellige Schutzscheide von einander getrennt, und deshalb ist es an den für diesen Versuch durchaus nöthigen Längsschnitten oft zweifelhaft, ob die entstandenen Bläschen dem typischen Assimilationsgewebe oder der inneren Parenchymscheide zuzuschreiben sind. Wenn es uns auch nicht gelungen ist, die beiden Gewebe in ihrer Assimilationsthätigkeit quantitativ zu vergleichen, so glauben wir dennoch durch diese Experimente wenigstens nachgewiesen zu haben, dass die Chlorophyllscheide wirklich selbst zu assimiliren befähigt ist. — Betrachten wir nun die Anordnung und den Bau der Gefässbündel und des Assimilationssystems noch etwas im Einzelnen. Wir beginnen mit den Formen mit innerer Parenchymscheide. Bei dieser Gruppe muss uns zunächst eine durchgreifende Differenzirung im Leitungssystem auffallen. Es werden nämlich immer zweierlei Gefässbündel ausgebildet. An der Peripherie, unmittelbar unter der Epidermis und den subepidermalen Rippen kleinere, im

---

1) Die Bläschenmethode besteht bekanntlich in der Zählung der durch den Assimilationsprocess entstandenen Sauerstoffbläschen.

Querschnitt annähernd runde, sogenannte orbiculäre oder orbicentrale Leitbündel (Taf. XVIII, Fig. 5, 6, Taf. XIX, Fig. 6, 8); es sind reine Mestombündel, ganz ohne Stereomelemente. Diese Bündel besitzen die im Anfang dieses Abschnittes beschriebenen drei concentrischen Scheiden, welche hier als drei vollkommen geschlossene Ringe auftreten. Die Chlorophyllscheide, ungewöhnlich stark ausgebildet, besteht aus einem Kranz meist polygonaler, unter sich in lückenlosem Zusammenhang stehender Zellen. Bei dieser mächtigen Entwickelung der inneren Parenchymscheide treten die eigentlichen Gefässbündelelemente sehr zurück. Die zwei, bei sämmtlichen Cyperaceen sonst weit verbreiteten, grossen seitlichen Gefässe fehlen, auch der das Xylem durchziehende Luftkanal ist klein oder wohl auch gar nicht vorhanden (Taf. XVIII, Fig. 5); oft sind sogar Xylem und Phloëm nicht mehr deutlich zu unterscheiden, da sie auf wenige Zellen reducirt sind (Taf. XVIII, Fig. 6). Dieser Bau zeigt uns, dass die peripherischen Gefässbündel jedenfalls weniger als leitende Elemente in Betracht kommen, hier tritt vielmehr die Assimilationsthätigkeit der inneren Parenchymscheide in den Vordergrund. Da beinahe immer je ein peripherisches Leitbündel einer subepidermalen Rippe entspricht, ist es höchst wahrscheinlich, dass diese beiden Stranggewebe durch nachträgliche Differenzirungen aus demselben Meristem hervorgegangen sind. —

Ganz ein anderes Bild liefern uns die mehr central verlaufenden Gefässbündel, sie sind entschieden grösser, von eiförmiger bis ovaler Querschnittsform (Taf. XIX, Fig. 1). Auch hier treten wieder die drei Scheiden auf, aber sie bilden, mit alleiniger Ausnahme der Schutzscheide, nie in sich geschlossene Ringe. Die Chlorophyllscheide ist kleinzelliger, meist nur am Phloëm ausgebildet, oder, wenn auch am Xylem vorhanden, so doch immer durch die zwei grossen seitlichen Gefässe unterbrochen. Aehnliche Verhältnisse zeigt das typische Assimilationssystem. Dasselbe tritt als steter Begleiter der inneren Parenchymscheide auf. Wenn die Chlorophyllscheide daher nur am Phloëm ausgebildet ist, so treten die um jedes Leitbündel radial angeordneten Pallisaden auch nur am Siebröhrentheil auf. Die Uebereinstimmung geht oft so weit, dass der letzten Zelle der Chlorophyllscheide die letzte Pallisade ausserhalb der Schutzscheide genau

entspricht. Tritt die Parenchymscheide auch noch am Xylem auf, so fehlt auch der äussere Pallisadengürtel hier nicht. Bei den noch mehr central verlaufenden Leitbündeln ist dies jedoch gewöhnlich nicht der Fall, an Stelle des Pallisadengürtels tritt dann am Xylem ein mehr oder weniger mächtiger, mechanischer Beleg als Gegengurtung zu den entsprechenden subepidermalen Rippen auf. Bei den grösseren Gefässbündeln tritt die Chloropyllscheide in demselben Verhältniss zurück, als dieselben tiefer im Grundparenchym verlaufen; dafür rücken aber die leitenden Elemente mehr und mehr in den Vordergrund. Phloëm und Xylem sind bei diesen centralen Gefässbündeln immer wohl ausgebildet. Ersteres lässt nun deutlich Siebröhren und Geleitzellen auch schon auf Querschnitten unterscheiden. Das Xylem ist charakterisirt durch seine zwei grossen seitlichen Gefässe, die wohl nirgends fehlen, durch den beinahe immer vorhandenen Luftkanal und durch Holzparenchymzellen, welche den noch übrigen Platz einnehmen. Die innere Parenchymscheide stösst nur ganz ausnahmsweise, wie z. B. im Blatt von Fimbristylis subtetrastychia (Bklr.) direct an die zwei grossen seitlichen Gefässe; gewöhnlich tritt zwischen diese beiden Gewebeelemente noch eine einfache Schicht dickwandigen Holzparenchyms. Wir sehen also, dass, je mehr das Assimilationsgewebe localisirt und je strenger die radiale Anordnung um die Gefässbündel durchgeführt ist, desto grösser und deutlicher wird die innere Parenchymscheide. Dies trifft aber in höherem Grade bei den peripherischen Leitbündeln zu.

Kein Gewebe ist bei den Cyperaceen so gleichmässig gebaut, wie das Assimilationssystem bei den Formen mit innerer Parenchymscheide. Die radiale Anordnung der Pallisaden um die Leitbündel, die engen Beziehungen zwischen Pallisaden und Chlorophyllscheide, die Ausbildung von zweierlei Leitbündeln, treten uns immer wieder entgegen. Es ist geradezu erstaunlich, mit welcher Zähigkeit die Pflanzen an diesem Princip festhalten. Soviel über die Beziehungen der inneren Parenchymscheide zum Assimilations- und Leitungssystem.

Bei den soeben geschilderten durchgreifenden Veränderungen im Assimilations- und Leitungssystem ist es höchst auffällig, dass wir bei den anderen Geweben nicht entsprechende Differenzirungen

antreffen. Es kann uns zwar nicht entgehen, dass die innere chlorophyllhaltige Parenchymscheide allen robusteren Formen regelmässig fehlt. Ich erinnere hier nur an einige mechanisch stärker gebaute Cyperi, wie Cyperus Luzulae (Rottb.), C. longus, C. diffusus (Vahl), C. Schaffneri und C. Martianus (Schult.). Alle Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide zeichnen sich also auch stets durch ihren ungemein schwachen mechanischen Aufbau aus. Die subepidermalen Rippen sind klein, meist stark abgeplattet, oft weit von einander abstehend, die Gegengurtungen an den Gefässbündeln schwach oder wohl gar nicht vorhanden, aber auch das Grundparenchym ist selten geschlossen. Dieses zeichnet sich im Gegentheil oft durch seine schwammige Structur aus, dazu treffen wir häufig noch zwischen den peripherischen Leitbündeln grössere Hohlräume oder gar einen mächtigen, das Grundgewebe in seiner ganzen Länge durchziehenden centralen Luftkanal. Auch die grössten und stattlichsten Formen, wie die Papyrusstaude, sind für ihren Wuchs auffallend schwach gebaut. Diese mit dem Auftreten der inneren Parenchymscheide scheinbar Hand in Hand gehende Reduction im Skeletsystem ist jedoch bis jetzt mit ihr in keinen klaren Zusammenhang zu bringen. Höchst wahrscheinlich werden wir in der Chlorophyllscheide eine phylogenetisch junge Differenzirung vor uns haben, welche ja nicht immer gleichzeitige Differenzirungen in anderen Geweben zur Folge haben muss. Diese, durch die neuen Verhältnisse eines Gewebes hervorgerufenen Differenzirungen bilden sich allmählich, oft erst im Verlauf grosser Zeiträume in einer bestimmten Richtung aus. — Die schwammige Structur, die zahlreichen Hohlkanäle stempeln die Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide zu typischen Wassergewächsen oder zum mindesten zu Sumpfpflanzen, wo die mechanischen Elemente meist sehr reducirt sind, weil der hier stets vorhandene hydrostatische Druck des Zellsaftes die dünnen Zellwände so spannt, dass sie zur Erhöhung der Festigkeit wesentlich beitragen. Alles erklärt diese Thatsache aber dennoch nicht, da andere wasserliebende Cyperaceen mechanisch recht fest gebaut sein können.

Wir haben soeben gesehen, dass in Bezug auf den anatomischen Bau des Assimilations- und Leitungssystems, die

Scirpoideen in zwei scharf von einander geschiedene Haupttypen zu trennen sind. Wir fragen uns nun, ob diese zwei Hauptgruppen überall deutlich ausgeprägt oder ob auch einzelne Uebergänge zu verzeichnen sind. Solche vermittelnden Formen finden sich nun wirklich bei zwei Fimbristylis und mehreren Heleocharis. Fim. aspera (Bklr.) und Fim. spadicea (Vahl) besitzen neben der für diese Gattung typischen Chlorophyllscheide, zwischen der Endodermis und den Pallisaden noch eine geschlossene, nach dem Herbarmaterial zu urtheilen auch chlorophylllose, äussere Parenchymscheide. Dieses plötzliche Auftreten der äusseren Parenchymscheide ist hier um so befremdender, als sonst alle übrigen Lagerungs- und Structurverhältnisse mit denen der nächsten Verwandten vollkommen übereinstimmen. Immerhin muss uns die Kleinheit der Zellen beider Scheiden und besonders der äusseren Parenchymscheide auffallen; diese ist daher oft nur sehr schwer zu erkennen; andererseits ist aber auch der nach Form, Grösse und Aufbau sonst so ausgeprägte Unterschied zwischen den peripherischen und den mehr central verlaufenden Leitbündeln mehr oder weniger undeutlich. — Ganz anders liegen die Verhältnisse bei Heleocharis. Neben Cyperus ist dies, wie bereits erwähnt, die einzige Gattung, in der sowohl Formen mit äusserer als auch solche mit innerer Parenchymscheide nebeneinander auftreten. Die Heleocharis-Arten (Hel. emarginata, Hel. capitata, Hel. vivipara) mit Chlorophyllscheide unterscheiden sich aber von allen übrigen hierher gehörigen Scirpoideen. Bei dieser Gattung werden die kleinen runden peripherischen Leitbündel, welche sonst bei den Arten mit innerer Parenchymscheide überall constant auftreten, gar nicht mehr ausgebildet. Noch mehr aber muss uns auffallen, dass auch das Chlorophyllgewebe nicht so ausgeprägt radial in einer einfachen kranzförmigen Chlorophyllschicht um die einzelnen Leitbündel angeordnet ist. Das typische Assimilationsgewebe besteht aus zwei bis drei, um die Gefässbündel mehr oder weniger strahlig orientirten Pallisadenschichten. Diese aussergewöhnlich reichliche Entwickelung des Assimilationssystems mag wohl mit der spärlichen, oft beinahe ganz fehlenden Ausgliederung von Blättern zusammenhängen. Um diesen Blattmangel zu ersetzen, tritt nun eine erhebliche Verstärkung des Assimilationsgewebes im Stengel auf, wodurch

aber die radiale Anordnung der Pallisaden mehr oder weniger verwischt wird. Das Assimilationsgewebe besteht daher scheinbar nicht mehr aus ebenso vielen isolirten Assimilationscentren als peripherische Gefässbündel vorhanden sind. In Folge der reichlicheren Ausbildung von chlorophyllführenden Zellen stossen die einzelnen „Assimilationscentren" nun immer direct aneinander, so dass man auf den ersten Blick den Eindruck eines einheitlichen, geschlossenen Assimilationsringes bekommt. Zwar sind bei der dritten, ja oft schon bei der zweiten Pallisadenschicht die einzelnen Zellen nicht mehr so ausgesprochen radial zum zugehörigen Leitbündel gestellt, sie verlaufen oft mehr tangential, zeigen überhaupt in ihrer Orientirung eine gewisse Unsicherheit.

Welche Vortheile bietet der Pflanze diese aussergewöhnliche Lagerung des Assimilationsgewebes? Haberlandt zeigt in seiner Physiologischen Pflanzenanatomie 1884 (pag. 180 und 184), dass das Assimilationsgewebe stets von zwei Bauprincipien beherrscht wird. Nur unter den Gesichtspunkten der Oberflächenvergrösserung und der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege ist ein richtiges Verständniss des Assimilationssystems möglich. Es ist klar, dass diese beiden Principien nicht in jeder Pflanze in gleicher Weise zur Durchführung gelangen. Bald überwiegt das eine Princip, bald das andere; sie können einander sogar gegenseitig vertreten. Bei starker Entwickelung des Assimilationsgewebes, d. h. bei grosser Oberflächenvergrösserung wird die Inanspruchnahme der einzelnen Pallisaden eine kleinere sein, als bei Pflanzen, wo nur wenige Assimilationszellen die Ernährung zu vermitteln haben, darum können hier die Pallisaden neben ihrer Hauptfunction auch noch als Ableitungsgewebe fungiren. Die Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide besitzen aber — wie wir gesehen haben — ein auffallend schwaches Assimilationssystem. Eine rasche Ableitung der Assimilationsproducte aus dem functionirenden Gewebe ist daher die erste Bedingung eines ungestörten Verlaufes der Assimilationsthätigkeit. Haberlandt sagt ganz treffend: „Ein längeres Verweilen, ein Wandern, oder gar ein Aufspeichern der Assimilationsproducte in den assimilirenden Zellen muss schon vom rein chemischen Standpunkte aus als unvortheilhaft erscheinen, weil nach einem bekannten Erfahrungssatze jeder chemische Process um so glatter, voll-

ständiger und rascher verläuft, je schneller die dabei entstehenden Producte entfernt werden." Diese Auffassung findet in den Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide eine neue glänzende Bestätigung. Die Leistungsgrösse des schwachen Assimilationsgewebes muss vermöge seiner Lagerung, wodurch eine möglichst rasche Stoffableitung bedingt ist, erheblich gesteigert werden. Jede Pallisade steht ja mit einem Leitbündel in unmittelbarem Zusammenhang. Die grösste Vollkommenheit im Bau des Assimilationsgewebes ist damit erreicht, denn jede assimilirende Zelle kann die von ihr erzeugten Stoffe direct dem Ableitungsgewebe zuführen. Die einzelnen Assimilationszellen werden so in ihrer Hauptfunction durch Speicherung und Stoffwanderungen nicht beeinträchtigt. — Die schwache Ausbildung des Assimilationsgewebes der Chlorocyperaceen wird somit durch das Auftreten einer inneren chlorophyllhaltigen Parenchymscheide und durch die directe Ableitung der Assimilationsproducte aus den Pallisaden ermöglicht, oder mit anderen Worten, die quantitative Verminderung der Assimilationselemente wird durch deren qualitative Ausbildung ersetzt.

Ein den Bau des Assimilationssystems beherrschender Factor — der Einfluss der Transpiration — wurde von Haberlandt in seiner physiologischen Pflanzenanatomie merkwürdiger Weise kaum berührt. Die formative Einwirkung der Transpiration auf die Structur des Chlorophyllgewebes ist aber bei hygrophilen Gewächsen, wie es ja die Cyperaceen in ihrer überwiegenden Mehrheit sind, sehr gering und darum spielt für die Beurtheilung dieser Pflanzenfamilie die Transpiration eine sehr untergeordnete Rolle. Nur bei einigen wenigen Xerophyten können wir auch hier beobachten, dass der Einfluss der Transpiration auf die einzelne assimilirende Zelle derselbe ist, wie auf das ganze Organ. Vermehrte Transpiration bedingt in beiden Fällen eine Verminderung der assimilirenden Fläche unter gleichzeitiger relativer, oder bei Succulenten sogar absoluter Volumenzunahme. So sehen wir denn, wie bei Eriophorum filamentosum (Bklr.), Acoridium und Hypolytrum die Pallisaden ihre Schlauchform allmählich einbüssen und mehr und mehr oval und polyedrisch, die Intercellularien kleiner und weniger zahlreich werden, so dass das

ganze Assimilationsgewebe schliesslich ein viel compacteres Aussehen erhält. — Zur Beurtheilung und zum vollkommenen Verständniss der inneren Parenchymscheide genügen aber vergleichend anatomische Studien nicht. Es bleiben immer noch zwei wichtige Fragen zu beantworten übrig. Durch welche Theilungsprocesse entsteht die innere Parenchymscheide aus dem Urmeristem und wie verhält sie sich gegenüber verschiedenen äusseren Einwirkungen? Um diese beiden genetisch-physiologischen Fragen beantworten zu können, habe ich schon seit einigen Monaten Kulturen angelegt. Ich behalte mir vor, die daraus sich ergebenden Resultate, sobald meine Untersuchungen zu einem bestimmten Abschluss gekommen, in einer späteren Arbeit zu veröffentlichen.

Werfen wir endlich noch einen kurzen Blick auf das Assimilationsgewebe der typischen Cyperaceen. Als verbreitester Typus tritt uns hier der gerippte Chlorophyllring mit radialer Stellung der Pallisaden entgegen. Bei Androtrichum polycephalum (Kth.) ist derselbe 5—6schichtig. Die Pallisadenform ist an der Peripherie deutlich ausgeprägt, gegen das Centrum wird die Streckung der Assimilationszellen allmählich geringer und die radiale Anordnung undeutlicher, in gleicher Weise nimmt auch der Chlorophyllgehalt der Zellen ab; es ist daher oft keine scharfe Grenze gegen das centrale Grundparenchym vorhanden. Zuerst verliert also das Assimilationsgewebe seine typische Zellform, dann seine ausgeprägte radiale Richtung und schliesslich auch noch das Chlorophyll. Auch die Gattung Ficinia zeichnet sich durch einen ausserordentlich starken Assimilationsring aus. Sehr oft ist der Chlorophyllring aber nicht so compact, er wird zuweilen zwischen den subepidermalen Rippen von Luftkanälen durchzogen. Die betreffenden Formen zeigen übrigens sonst noch einen sehr lockeren schwammigen Bau. Schwache Entwickelung der mechanischen Elemente und statt des Grundparenchyms ein centraler Hohlraum sind oft wiederkehrende Correlationsmerkmale, welche diese Formen zu typischen Wassergewächsen stempeln. Einen ganz eigenthümlichen Fall bietet Cyperus bruneovaginatus (Bklr.), wo die Assimilationszellen unmittelbar unter der Epidermis stark verkürzt sind und erst die zweite Schicht deutliche

Pallisaden ausbildet. Selten sind die Pallisaden statt radial auch tangential gestellt (Pentastichia).

Neben den Pallisaden tritt aber als weitere Zellform des Chlorophyllgewebes auch noch das Schwammparenchym auf, und zwar meistens als vielarmiges, sehr regelmässig ausgebildetes Sternparenchym wie bei Juncus. Der schwache Chlorophyllgehalt und die grosse Formenmannigfaltigkeit der Zellen zeigen uns aber, dass die Assimilationsthätigkeit hier bereits zur Nebenfunction geworden ist; zudem wird das Sternparenchym oft frühzeitig resorbirt, an seine Stelle treten dann wieder peripherische Hohlkanäle, so z. B. bei Courtoisia cyperoides (Nees) und Cyperus longus L. Dieser Fall führt uns zu Formen mit einer noch weiter gehenden Reduction des Chlorophyllgewebes. Eriophorum filamentosum (Bklr.) haben wir bereits erwähnt (S. 513). Auch bei Ficinia radiata (Kth.) besitzt das Assimilationsgewebe, vermöge seiner stark verdickten Wandungen und durch das Auftreten einzelner, dasselbe durchziehende Baststränge noch mechanische Bedeutung. Die grosse Mehrzahl der Hypolytrum-Arten haben ebenfalls ein auffallend schwaches Assimilationsgewebe im Stengel; auch hier sind die chlorophyllführenden Zellen kleinlumig, rundlich bis oval und durch verdickte Zellwände ausgezeichnet. Diese ungünstigen Verhältnisse werden aber durch eine reichere Blattentwickelung, wie sie sonst den Scirpoideen abgeht, ausgeglichen. Der ganze Stengel ist beblättert. Das Blatt übernimmt also hier wieder die assimilatorische Thätigkeit, der Stengel wird dadurch entlastet, im Gegensatz zu Heleocharis. Carpha paniculata zeigt eine Parcellirung des Assimilationsgewebes, wie wir sie bei den Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide bereits kennen gelernt haben, dieselbe erfolgt hier aber aus ganz anderen Gründen. Durch das starke centripetale Vordringen der subepidermalen Rippen bis zu den peripherischen Gefässbündeln wird der Chlorophyllring in einzelne Segmente zertheilt.

Die Reduction des Assimilationsgewebes kann aber noch weiter gehen. Wir denken hier zunächst an das in so mannigfacher Beziehung lehrreiche Acoridium tenellum (Nees) (Taf. XVIII, Fig. 1 u. 2), das wir schon bei Behandlung des Skeletsystems eingehend erörtert haben. Wie bereits erwähnt, ist das ganze Chlorophyllgewebe auf wenige verkümmerte Zellen an der der Blatt- und

Stengelverwachsung opponirten Stelle beschränkt. Dieselben sind für die Assimilation natürlich absolut bedeutungslos. In Stengeln, die auf dem Boden kriechen [Hemichlaena capillifolia (Schrad.)] oder auf felsiger Unterlage ausgebreitet sind [Ficinia ramosissima (Bklr.)] zeigt der anatomische Bau bereits grosse Anklänge an Rhizomconstructionen, und dementsprechend ist auch das Assimilationsgewebe sehr reducirt.

Was endlich die Durchlüftung des Assimilationsgewebes betrifft, so ist dafür reichlich gesorgt. Die zahlreichen Stomata führen meist in weite, innere Athemhöhlen, von welchen aus wieder ein reiches System von Intercellularen das Assimilationsgewebe durchzieht. Xerophile Formen besitzen einen complicirteren Durchlüftungsapparat (Androtrichum polycephalum). Die Intercellularen verlaufen gürtelförmig, parallel zur Oberfläche des Stengels oder des Blattes um die einzelnen Pallisaden, ohne in radialer Richtung zu communiciren. Durch diese sinnreiche Einrichtung wird das Ausströmen des Wasserdampfes erheblich verzögert und damit die Transpiration verringert. Viele lacustre Formen vermitteln endlich die Verbindung mit der Atmosphäre durch zahlreiche Luftkanäle, welche den Stengel parallel zu seiner Achse durchziehen. Diese Hohlkanäle treten gewöhnlich zwischen den subepidermalen Rippen und den peripherischen Leitbündeln auf; sie entstehen gewöhnlich erst relativ spät durch Zerreissen des Sternparenchyms. Auch die das Grundgewebe durchziehenden Kanäle sowie der weitverbreitete centrale Luftkanal entstehen auf diese Weise.

4. *Das Grundgewebe.*

Wir müssen bei den Cyperaceen zwischen einem peripherischen und einem centralen Grundgewebe unterscheiden. Ersteres, oft ein zierliches Maschennetz bildend, tritt zwischen den subepidermalen Rippen und den peripherischen Leitbündeln auf und besteht aus mehr oder weniger reich gegliedertem Sternparenchym. Bei jungen Pflanzen ist dieses Sternparenchym oft etwas chlorophyllhaltig und dient als Speichergewebe für Stärke und Wasser. Mit zunehmendem Alter nimmt der Wassergehalt allmählich ab und diese Zellgruppen vertrocknen dann meistens.

Durch das weitere Wachsthum des Nachbargewebes und die damit verbundenen Spannungen wird das Sternparenchym zerrissen, an seiner Stelle finden wir darum bei älteren, ausgewachsenen Pflanzen in der Richtung des Organs verlaufende Luftkanäle. Bei Sumpfpflanzen ist das Auftreten eines peripherischen Grundgewebes sehr verbreitet, so finden wir dasselbe bei der Papyrusstaude, bei Courtoisia cyperoides (Nees), Eriophorum angustifolium (Roth.), Heleocharis variegata (Kth.), Cyperus articulatus (L.) etc.

Das peripherische Grundgewebe steht nun mit dem centralen Grundparenchym in keinem directen Zusammenhang. Beide Gewebe werden durch einen mehr oder weniger mächtigen Assimilationsring und durch eine Zone von Gefässbündeln von einander getrennt. Nur in seltenen Fällen verlaufen vom Sternparenchym aus zwischen die Leitbündel zarte, dünnwandige, parenchymatische Zellenzüge, welche sich im Stengelcentrum zu einem typischen geschlossenen Grundgewebe vereinigen, so z. B. bei Heleocharis Hookeri (Bklr.).

Das centrale Grundparenchym besitzt eine doppelte Function. Es dient zunächst als Speichergewebe, indem in seinen Zellen reichlich Stärke abgelagert wird, so dass nach Zusatz von Jodtinctur der ganze Inhalt dunkelviolett erscheint.

Ferner erblicken wir in ihm das wichtigste Wasserreservoir des Stengels; als solches zeichnet es sich durch seine Dünnwandigkeit und bei lebendigem Material durch seinen Inhalt aus. Gelegentlich können wir auch in den Zellen des Grundgewebes gerbstoffartige, braune Einschlüsse beobachten, wie wir sie schon bei Betrachtung des Hautsystems kennen gelernt haben.

Dieses centrale Grundgewebe besteht nun meistens aus parenchymatischen, etwas gestreckten Zellen, welche im Querschnitt entweder sechseckig bis polygonal, z. B. Androtrichum polycephalum (Kth.) und Lipocarpha Sellowiana (Kth.), oder rundlich-oval (Dichromena nervosa) sind.

Gewöhnlich ist das centrale Grundparenchym interstitienlos, oder es lässt doch nur einzelne kleine, dreieckige Intercellularen zwischen sich. Bei Cyperus Papyrus (L.) dagegen ist dasselbe in schwache Bänder aufgelöst, welche die Leitbündel netzartig miteinander verbinden; auch bei Cyperus alternifolius (L.) bildet

das Grundgewebe ein complicirtes Maschenwerk, in den Vereinigungsstellen dieser Bänder verlaufen dann die Leitbündel. Die Gefässbündel sind also hier über das ganze Grundparenchym ungefähr gleichmässig vertheilt. Hin und wieder nehmen die Gefässbündel einen mehr peripherischen Verlauf, so dass dann ein ununterbrochenes, compactes centrales Grundgewebe zu Stande kommt. Ganz vereinzelt sind endlich diejenigen Fälle, wo die Leitbündel central verlaufen, das Grundparenchym tritt alsdann zwischen dem Assimilationsring und den Gefässbündeln auf.

Auch in der Mächtigkeit des Grundgewebes beobachten wir grosse Unterschiede. Von den Formen mit äusserst stark entwickeltem Grundgewebe bis zu Heleocharis spiralis (R. Br.), wo das ganze Grundgewebe auf einige wenige Zellen zwischen den Leitbündeln beschränkt ist, finden wir alle Uebergänge. Wenn das Grundparenchym so mächtig entwickelt ist, vertrocknen zuweilen die innersten Gewebetheile, so entsteht der centrale, lysigene Hohlkanal. Wieder bei anderen Arten vertrocknen zahlreiche, mehr oder weniger grosse Zellgruppen (z. B. Cyperus pungens), so dass das ganze Grundgewebe von zahlreichen Hohlkanälen durchzogen wird und die Pflanze eine überaus zarte, schwammige Structur besitzt; es sind dies stets ausgesprochene Sumpfpflanzen. Als localmechanische Stützen dieser mächtigen Parenchymmassen haben wir bereits auch die centralen Baststränge kennen gelernt.

Die Zellwände des Grundgewebes erfahren zuweilen eine locale Verdickung, so z. B. bei Fimbristylis castanea (Vahl), wo die Ecken der sechseckigen Maschen ganz besonders verstärkt sind. Bei zahlreichen Arten sind aber die Wandungen des ganzen Grundgewebes stark verdickt. Ich erinnere hier nur an Cyperus Megapotamicus (Kth.), Cyperus Schaffneri, Hemichlaena capillifolia Schrad., Ficinia compargensis (Steud.) etc. Sehr beachtenswerth ist endlich noch die Differenzirung des centralen Grundgewebes in zwei scharf von einander getrennte Theile. Gilg hat ähnliche Verhältnisse bei einigen Leptocarpus spec. (R. Br.) beobachtet. Er sagt: „Ein in der Mitte des Grundgewebes gelegener Kreis, welcher aus zartwandigen Zellen besteht und später vertrocknen kann, färbt sich bei Zusatz von Chlorzinkjod schön blau, besteht also aus reiner Cellulose, während der um-

schliessende Ring des Grundparenchyms, in welchem die Gefässbündel liegen, ohne dass wie sonst immer ein allmählicher Uebergang stattfindet, aus ziemlich stark verdickten Zellen besteht und sich bei Zusatz des gleichen Reagens braun färbt. Es ist klar, dass wir in dieser Bildung auch eine Aussteifungsvorrichtung zu suchen haben." Ganz dieselben Verhältnisse treffen wir auch bei gewissen Cyperaceen wieder. Es seien hier nur Eriophorum angustifolium (Rottb.), E. latifolium (Hoppe), Psilocarya spec., Ficinia Kunthiana (Bklr.), F. scariosa (Nees) u. s. w. erwähnt. Auch hier handelt es sich bei der peripherischen Differenzirung des Grundgewebes entschieden um ein mechanisches „Aussteifungsmittel". Eine ähnliche Rolle mag auch dem Grundgewebe im Stengel von Fimbristylis asperrima (Bklr.) zukommen. Wir haben diese eigenthümlichen Verhältnisse jedoch schon bei Betrachtung des Skeletsystems erörtert (S. 521).

B. Das Blatt.

Nachdem wir nun die anatomischen Verhältnisse des Stengels der Cyperaceen in so ausführlicher Weise besprochen haben, können wir uns bei der Blattanatomie füglich kürzer fassen. Um die auf die Länge etwas ermüdende Gleichförmigkeit der Darstellung zu unterbrechen und Wiederholungen möglichst zu vermeiden, gedenke ich den bisher eingeschlagenen Weg zu verlassen und die leitenden Principien der Blattstructur ohne Rücksicht auf die einzelnen Gewebesysteme zu behandeln.

Die Blattanatomie ist zudem viel geringeren Schwankungen unterworfen als diejenige des Stengels. Sachs[1]) sagt: „Wenn sich der Formenreichthum der Sprossachsen vorwiegend in ihrer anatomischen Structur geltend macht, so ist es dagegen bei den Blättern der Laubsprosse die äussere Gestalt, durch welche sie in einer geradezu imponirenden Mannigfaltigkeit den ungebundenen Gestaltungstrieb der vegetabilischen Substanz zur Anschauung bringen." Wenn auch die allgemeine Richtigkeit dieses Satzes durchaus nicht zu bezweifeln ist, so hat derselbe doch speciell für die Cyperaceen keine Giltigkeit.

1) J. Sachs, Vorlesungen der Pflanzenphysiologie, S. 52, Auflage 2, Leipzig.

Durch die ganze grosse Familie treten uns, ohne jegliche Variation immer und immer wieder dieselben lanzettlichen bis linealen Blätter entgegen. Unterschiede lassen sich nur in Bezug auf Länge und Breite der Blätter constatiren, die äussere Form dagegen bleibt sich immer vollkommen gleich. Um diese Thatsache einigermassen unserem Verständnisse näher zu rücken, werden wir gut thun, wenn wir uns wieder vergegenwärtigen, dass die Cyperaceen in ihrer überwiegenden Mehrheit eben Sumpfpflanzen sind, bei welchen das mächtigste formative Princip, die Transpiration, in unseren Breitegraden eine nur sehr untergeordnete Rolle spielt. Und wenn auch einige Arten oder selbst kleinere Gattungen ihre ursprüngliche feuchte Heimath dauernd verlassen oder sogar zu typischen Xerophyten werden, so kommt der verändernde Einfluss der neuen Lebensbedingungen nicht in erster Linie in der äusseren Gestalt, sondern in der anatomischen Structur zum Ausdruck. Ich denke hier ganz besonders an die ausdauernden, tropischen Hypolytren mit ihrer durchaus abweichenden Blattanatomie, die uns im Weiteren noch einlässlich beschäftigen wird. In anderen Fällen, ganz besonders bei einjährigen Gewächsen hat sich die Pflanze an extremere Verhältnisse in der Weise angepasst, dass die zart gebauten Blätter bei Eintritt der trockenen Jahreszeit absterben, der Stengel allein noch vermöge der in ihm aufgespeicherten Stoffe und seiner extremeren Verhältnissen viel besser angepassten Structur bis zur Samenreife persistirt, wie wir das z. B. bei Fimbristylis sericea (Br.) (S. 519) kennen gelernt haben.

Schon die vergleichende Morphologie lehrt uns, dass Blatt und Stengel correlative Begriffe sind, beide sind auf's Engste miteinander verbunden und ohne einander gar nicht vorstellbar.

Aber nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch und anatomisch sind Blatt und Stengel keineswegs so scharf zu trennen, wie das gewöhnlich aus Zweckmässigkeitsgründen geschieht. Hierfür liefert uns gerade die Anatomie der Cyperaceen manches lehrreiche Beispiel. Heleocharis ist durch auffallende Blattarmuth ausgezeichnet, indem nur wenige Involucralblätter ausgegliedert werden, welche zudem oft sehr klein und zart sind oder beinahe ganz fehlen. Wir können innerhalb dieser Gattung aber leicht verfolgen, wie mit zunehmender Reduction der Blatt-

organe der Stengel Blattfunction übernimmt. Schon bei Betrachtung des Assimilationsgewebes im Stengel haben wir gesehen, wie unter diesen Verhältnissen in obiger Gattung der Pallisadenring um die einzelnen Leitbündel verdreifacht wird. Diese Verstärkung des Assimilationsgewebes im Stengel geht so weit, bis das Blatt functionell vollkommen entlastet ist und dann nur noch als schwaches Rudiment auftritt.

Obwohl auch bei den Cyperaceen die lamellenartige Ausbildung der Blattorgane vorherrscht, so sind doch abweichende Querschnittsformen sehr verbreitet. Sie lassen sich beinahe innerhalb jeder einzelnen Gattung nachweisen. So sind im Querschnitt ovale [Ficinia lithosperma (Bklr.)], halbmond- bis halbkreisförmige [Cyperus pannonicus (Jacq.), Fimbristylis castanea (Vahl), Ficinia gracilis (Schrad.)], selbst rundliche bis kreisrunde [Ficinia paradoxa (Nees), Ascolepis capensis (Kth.)] und dreikantige Blätter [Eriophorum vaginatum (L.)] durchaus keine Seltenheit. Mit dieser Veränderung in der Querschnittsform ist auch eine entsprechende allmähliche Verlagerung der Gewebselemente verbunden, so dass die allgemeine Structur des Blattes immer mehr Stengelcharakter annimmt. Wenn wir uns endlich andererseits erinnern, dass auch der Stengel gelegentlich oval bis dorsiventral gebaut sein kann, so erhalten wir eine continuirliche Reihe vom typisch radiär gebauten Stengel bis zum ausgesprochenen bilateralen Blatt. So wird es in dieser Familie sehr oft beinahe unmöglich, nur aus dem Blattquerschnitt zu entscheiden, ob wir ein Blattorgan oder einen Stengel vor uns haben.

In dieser Variabilität von Stengel und Blatt zeigen sich aber bei den einzelnen Gattungen oft erhebliche Unterschiede. Bald ist es der Stengel, bald das Blatt, welches vorzüglich variirt. Es ist mir kein einziger Fall vorgekommen, wo innerhalb derselben Gattung zugleich beide in ihrer Querschnittsform und damit auch in ihrer anatomischen Structur grösseren Schwankungen unterworfen waren. Während bei Ficinia der Stengel durch die ganze Gattung in seinen Grundzügen ziemlich gleich gebaut bleibt, finden wir in der Blattanatomie nicht unwesentliche Unterschiede, worauf auch schon die Querschnittsform hindeutet. Vom typisch lamellenartig ausgebildeten Blatt,

können wir durch den halbmondförmigen, ovalen, rundlichen und vollkommen dreieckigen Querschnitt, alle Stadien bis zum ausgesprochenen Stengeltypus verfolgen. Auch Fimbristylis zeigt eine merkwürdige Veränderlichkeit in der Form des Blattquerschnittes. Kyllingia und Dichromena verhalten sich gerade umgekehrt, die Blätter sind hier immer lamellenartig ausgebildet, der Stengel dagegen ist oft oval, bis plattgedrückt oder wie bei Kyllingia squamulata (Vahl) vollkommen bilateral-symmetrisch gebaut.

Betrachten wir nun schliesslich noch, wie sich diese Umwandelung des typischen Blattes zu einem stengelartigen Gebilde anatomisch gestaltet. Die Leitbündel, ursprünglich in einer Zone im centralen Mesophyll, ordnen sich nun zu zwei oder gar zu drei concentrischen Zonen an [Cyperus stoloniferus (Retz), Ficinia radiata (Kth.)]. Das Assimilationsgewebe und die subepidermalen Rippen, beim typischen Blatt auf die Blattunterseite beschränkt, greifen an der Peripherie immer mehr nach rückwärts und nach oben, so dass das Wassergewebe der Blattoberseite seine peripherische Lage immer mehr verliert und so in die Mitte des nun ovalen, runden oder dreieckigen Organs verlegt wird. So gelangen wir auch anatomisch zu vollkommen stengelartigen Blättern, welche ihre wirkliche Blattnatur nur dadurch verrathen, dass ihr Grundparenchym (Wassergewebe der Blattoberseite) an einer Stelle bis zur Peripherie reicht, indem hier weder assimilirende Zellen noch subepidermale Rippen angelegt werden (Ficinia lithosperma und Fic. paradoxa).

Es bleiben uns noch zwei abweichende Blatttypen zu besprechen übrig. Der eine Fall betrifft Fimbristylis pilosa (Kth.). Das Blatt ist vollkommen stengelumfassend und bildet so eine Art Scheide von ringförmigem Querschnitt. Die so veränderte Lage des ganzen Blattes veranlasste einen Functionswechsel zwischen Blattober- (innere Epidermis) und Blattunterseite (äussere Epidermis). Die untere, nunmehr äussere Epidermis, sonst gewöhnlich kleinlumig, ist nun zum typischen Wassergewebe geworden. Sie wird nun direct von den Sonnenstrahlen getroffen, und so sehen wir, wie das Assimilationsgewebe und mit ihm die Leitbündel durch die grosse Volumzunahme der Epidermiszellen nach der morphologischen Blattoberseite verlagert werden.

Endlich wollen wir noch einer eigenthümlichen asymmet Ausbildung des Blattes gedenken, wie sie uns ebenfal mehreren Fimbristylis entgegentrat, so z. B. bei Fimb glomerata (Nees) und Fim. paupercuta (Bklr.). Der recht linke Blattrand sind ungleich ausgebildet, der eine verjüng allmählich, indessen der andere im Querschnitt hakenförmi gebogen und abgerundet ist. Was für eine biologische Bed diese verschiedene Ausbildung der beiden Blattränder b konnte ich des ungenügenden Materials wegen nicht fests Es liegt die Vermuthung jedoch nahe, dass die haken ausgebildete Seite nicht frei in die Luft ragte, sondern am ei Stengel oder an Fremdkörper sich festklammerte. Im Fall wären die Blätter halbstengelumfassend, im letztere gegen würden sie wahrscheinlich als eine Art Kletterorga zufassen sein.

Der Vollständigkeit wegen betrachten wir nun kurz die hältnisse, wie sie uns in der Blattanatomie der Scirpoidee wöhnlich entgegentreten. Die allgemeine Gewebelagerung nichts besonderes. Zwischen der oberen und unteren Epid breitet sich im Mesophyll das Assimilations- und Leitungsg aus, indessen die mechanischen Elemente vorwiegend unmit unter der unteren Epidermis verlaufen oder die Gefässb begleiten.

Das Hantgewebe der Blattober- und Blattunterseite is ausnahmsweise vollkommen gleich ausgebildet. Die Epid beider Blattseiten ist dann entweder einschichtig, die ein Zellen kleinlumig mit stark verdickten Aussenwänden, wie bei Fimbristylis castanea (Vahl), oder beiderseits zwei- (Hypol longifolium) oder sogar dreischichtig (Hypolytrum humile (H Eine solche gleichmässig starke Ausbildung beider Epid treffen wir jedoch nur bei wenigen Hypolytren. Gewöhnlich die Epidermiszellen der Blattoberseite viel mächtiger entw als die der Blattunterseite, die obere Epidermis kann in ext Fällen $^3/_4$ bis $^4/_5$ des ganzen Blattquerschnittes beanspru Bei Dichromena nervosa (Vahl) wird diese mächtige Entw lung der oberen Epidermis dadurch erreicht, dass die ein Zellen senkrecht zur Blattfläche stark in die Länge wa Viel verbreiteter ist jedoch eine zwei- bis mehrschichtige,

Epidermis. Die Zellen der äussersten Schicht sind alsdann kleinlumig und starkwandig, sie übernehmen die mechanische Schutzfunction, indessen die Zellen der übrigen Schichten viel grösser und zarter sind und als Wassergewebe fungiren. Die Mächtigkeit der oberen Epidermis beruht nun hauptsächlich auf der Ausbildung dieses Wasserreservoirs. Wird in den soeben besprochenen Fällen, die z. B. für Cyperus Papyrus (L.), C. Preslii, C. gramineus u. s. w. Geltung haben, nur eine einzige Zellschicht zum Wassergewebe, so sind bei Kyllingia alba (Nees) deren schon zwei, bei Cyperus stoloniferus aber vier ausgebildet, und bei Fimbristylis aspera treffen wir sogar ein drei- bis siebenschichtiges Wassergewebe. Die Zellen der unteren Epidermis sind meist ganz kleinlumig, quadratisch oder platt gedrückt und etwas in der Richtung des Organs gestreckt; nur selten kommt es zu einer zweischichtigen unteren Epidermis [Hypolytrum giganteum (Vahl)]. Hin und wieder ist die unterste Schicht der Epidermis, welche unmittelbar an das Assimilationsgewebe stösst, reich an gerbstoffartigen Einschlüssen, so bei Eriophorum Scheuchzeri (Hoppe) und Dulichium spathaceum (Pers.).

Die Haarbekleidung, obwohl überall spärlich, ist jedoch viel verbreiteter als wir sie in der Stengelanatomie angetroffen haben. So zeigt das Blatt von Fuirena meistens einzelne Trichome, entweder sind dieselben auf den Gelenkapparat und die beiden Blattränder (F. pubescens, F. umbellata) beschränkt, oder das Haarkleid erstreckt sich auf die ganze Blattoberseite (F. squarrosa) resp. auch nur auf die Blattunterseite (F. coerulescens, F. simplex). Selten fehlt die Behaarung vollständig, so bei Fuirena scirpoidea (Mich.), welche sonst auch noch mancherlei Abweichungen zeigt. Eine einigermassen reichlichere, an einigen Exemplaren beinahe zottige Behaarung fand ich jedoch nur auf der Blattoberseite von Fuirena squarrosa (Mich.). Nächst Fuirena besitzt auch Fimbristylis das Vermögen Trichome auszugliedern. Alle übrigen Scirpoideen zeigen dagegen dieselbe glatte oder schwach papillöse Epidermis, wie wir sie schon bei Besprechung des Stengels kennen gelernt haben. Ficinia radiata (Kth.) und F. truncata (Schrad.) sind endlich noch durch ein eigenthümliches schuppenartiges Anhangsgebilde ausgezeichnet, welches an den beiden Blatträndern, in einer kleinen Ausbuchtung der

Epidermis sitzt. Obwohl oft von bedeutender Grösse, ist dieses Gebilde stets einschichtig, farblos und aus prosenchymatischen Zellelementen aufgebaut.

Die ausserordentliche Entwickelung der oberen Epidermis bedingt oft eine Verlagerung des Assimilationsgewebes und der Leitbündel nach der Blattunterseite. Die auf diese Weise resultirende Lagerung der Gewebe im Blatt kann auch theoretisch direct aus der Stengelanatomie abgeleitet werden. Wenn wir uns in einem Stengelquerschnitt einen Theil des centralen Grundparenchyms ausgeschnitten denken, das so entstandene ringförmige Gebilde an einer Stelle mit der Scheere zerschneiden und die beiden gebogenen Enden in eine Gerade ausziehen, gelangen wir zum typischen Cyperaceenblatt.

Bei sehr reichlicher Ausbildung des Assimilationsgewebes können wir zweierlei assimilirende Zellen unterscheiden: Das Pallisadengewebe und das Stern- oder Schwammparenchym. Beide Elemente treffen wir sowohl bei den Eucyperaceae als auch bei den Chlorocyperaceae. Die Pallisaden der letzteren ordnen sich, wie wir das schon im Stengel kennen gelernt haben, wieder radial um die Gefässbündel. Die Anordnung der Pallisaden im Blatt der Eucyperaceae ist dagegen nicht von derselben constanten Orientirung, wie sie uns im Stengel entgegengetreten ist. Im Allgemeinen senkrecht zur Blattfläche, beobachten wir doch gelegentlich alle möglichen Zwischenstellungen bis zu vollkommen tangential verlaufenden Pallisaden, so z. B. bei Cyperus longifolius (Poir.), ich verweise auch auf Cyperus alternifolius (L.). Das sehr locker gebaute, von mächtigen Intercellularen durchsetzte Schwammparenchym beansprucht zuweilen Dreiviertel des Blattquerschnittes, so dass das Pallisadengewebe, wie bei Cyperus Papyrus (L.), unmittelbar unter die obere Epidermis zu liegen kommt. Ein ganz vereinzeltes Vorkommen bietet Carpha paniculata (Ph.). Es sind bei dieser Pflanze zwei durch centrales Schwammparenchym getrennte Pallisadenzonen angelegt. Die eine verläuft unmittelbar unter der oberen Epidermis und ist zwei- bis dreischichtig, die andere nur einschichtig, begleitet die Blattunterseite.

Sehr häufig wird nun aber kein distinctes Sternparenchym ausgebildet. Wie wir im Stengel hauptsächlich in der Ausbil-

dung der mechanischen Elemente einen Fingerzeig zur Beurtheilung der Lebensbedingungen, unter welchen die einzelnen Pflanzen vegetirten, erkannten, so liefert uns nun die mehr oder weniger compacte Anlage des Assimilationssystems wichtige Anhaltspunkte. Von den mit typischen schlauch- oder knochenförmigen Pallisaden ausgezeichneten Arten, wie wir sie z. B. von Dichromena nervosa (Vahl) und Cyperus fuscus (L.) kennen, kommen wir zu Formen, wo der Pallisadencharakter verwischt ist, die Intercellularen weniger zahlreich und kleiner und die Wandungen der assimilirenden Zellen verdickt sind. So bei vielen Eriophorum spec. Aber die Metamorphose geht unter dem Druck der äusseren Bedingungen noch weiter. Wir gelangen schliesslich bei Eriophorum filamentosum (Bklr.) zu ovalen, bei Hypolytrum longifolium (Nees) und H. humile zu polyëdrischen, 5—6seitigen, chlorophyllhaltigen Zellen, und H. pungens (Kth.) endlich zeigt Verhältnisse, wie wir sie sonst nur bei ausgesprochenen Steppengräsern anzutreffen gewohnt sind.

Wenn wir nun noch einen Blick auf das Leitungsgewebe werfen, so wollen wir von den allgemeinen Lagerungsverhältnissen, von der Unterscheidung in orbiculäre und ovale Gefässbündel, wie wir sie bereits im Aufbau des Stengels der Chlorocyperaceae kennen gelernt haben, ganz absehen, und nur noch auf einige specifische Eigenthümlichkeiten des Blattes eingehen. Nur die grösseren Leitbündel werden von mechanischen Belegen begleitet, die kleineren Gefässbündel und ganz speciell alle orbiculären Bündel der Chlorocyperaceen sind reine Mestombündel. Fimbristylis castanea (Vahl) besitzt sogar nur Mestombündel. Die Schutzscheide (Endodermis) der Gefässbündel ist am Phloëmtheil meist grösser und stärker als auf der Xylemseite. Die einzelnen Endodermiszellen sind concentrisch oder einseitig excentrisch verdickt, so dass das Lumen etwas nach der Peripherie verschoben scheint; sie werden von zahlreichen feinen, oft gabelig verzweigten Porenkanälen durchzogen. Im Phloëm beobachten wir hin und wieder eine gruppenweise Scheidung der Geleitzellen und der Siebröhren. So sind bei Lipocarpha argentea (Bklr.) die Siebröhren hauptsächlich peripherisch, die Geleitzellen dagegen gruppenweise gegen das Xylem vereinigt. Dieselbe Pflanze ist ferner noch durch eine ein- bis zweischichtige Zone stark ver-

dickter Zellen ausgezeichnet, durch welche Xylem und Phloëm scharf von einander getrennt werden. Doch auch hier ist es mir gelungen nachzuweisen, dass wir es nicht mit typischen Bastfasern, wohl aber mit stark verdicktem Holzparenchym zu thun haben. Eine solche Zone stark verdickten Holzparenchyms finden wir auch noch bei anderen Cyperaceen, so z. B. bei Fuirena gracilis (Kth.). Wichtiger ist, dass dasselbe Holzparenchym bei manchen Ficinia und Eriophorum zwischen Xylem und Phloëm chlorophyllführend ist. Ueber die Bedeutung dieses Chlorophylls konnte ich jedoch nicht in's Klare kommen, aber auffallen musste immerhin, dass dieses eigenthümliche Vorkommen sich ganz auf Eucyperaceen beschränkt. Seitliche Queranastomosen zwischen den einzelnen Gefässbündeln, die wir im Stengel nur gelegentlich vereinzelt antrafen, sind dagegen in dem Blatte sehr verbreitet. Sie bestehen vorwiegend aus Ring- oder Spiralgefässen und finden sich z. B. bei vielen Wollgräsern beinahe auf jedem Querschnitt. Die Queranastomosen scheinen hauptsächlich für das junge, zarte Gewebe charakteristisch zu sein. Wenn aber bei fortschreitendem Alter das Sternparenchym verschwindet, zerreissen auch die Queranastomosen und so wird die unmittelbare, seitliche Verbindung zwischen älteren Gefässbündeln wieder aufgehoben.

Gegenüber den übrigen Scirpoideen zeigt Ficinia im Bau der Gefässbündel eine grössere Mannigfaltigkeit. Neben den allgemein verbreiteten collateralen Leitbündeln ist bei einigen Arten, wie bei Ficinia lithosperma (Bklr.), insofern schon eine Abweichung zu constatiren, als sich das Phloëm zwischen das Xylem hineinkeilt. Am Rhizom von Ficinia repens (Kth.) und am rhizomartigen Stengel von Fic. ramosissima (Kth.) treten dann typische concentrische, und zwar perixylematische Gefässbündel auf. Vor allem ist es aber die ausserordentlich stark verdickte Schutzscheide, welche uns bei allen Ficinien auffällt, durch sie heben sich die Leitbündel von dem umgrenzenden Gewebe immer sehr stark ab.

Was endlich die Skeletelemente anbetrifft, so sind dieselben vorwiegend auf die Blattunterseite beschränkt. Sie begleiten gewöhnlich nur die grösseren Gefässbündel, indem sie sich als mechanische Kappe direct um das Phloëm concentriren, oder

doch den einzelnen Leitbündeln entsprechend unmittelbar über der unteren Epidermis auftreten. Wenn dagegen ein mächtiges Schwammparenchym vorhanden ist und die Pallisaden mit den Gefässbündeln stark der oberen Epidermis genähert verlaufen, so sehen wir einzelne grosslumige Zellen der oberen Epidermis theilweise in mechanische Elemente umgewandelt; indessen die untere Epidermis der Skeletfasern ganz entbehrt. So verhält sich z. B. Cyperus Papyrus (L.). Ein auf zahlreiche Fimbristylis — eine Gattung der Chlorocyperaceen — beschränktes Vorkommen zeigt uns nur reine Mestombündel. Die mechanischen Elemente treten als subepidermale Rippen an der Blattunterseite und als vereinzelte kleine, isolirte Baststränge am Xylemtheil unmittelbar ausserhalb des Pallisadenrings auf. So sind alle Skeletfasern durch eine Schicht chlorophyllhaltiger Zellen von den Leitbündeln getrennt. Die Hauptmasse der Skeletelemente ist gewöhnlich auf der Blattunterseite um die Hauptrippe concentrirt. Bald wird die Hauptrippe von zwei oder drei grösseren Baststrängen begleitet [Cyperus gracilis (Bklr.)], bald ist auch nur ein einziger mächtiger, sichelförmiger, mechanischer Beleg ausgebildet (Dulichium). Auch die etwas kräftiger gebauten Eriophorum besitzen nur eine einzige, gewaltige, sichelförmige Hauptrippe, dazu kommt aber ferner, dass jedes grössere Nebengefässbündel durch zwei schwächere Rippen direct mit der oberen und unteren Epidermis verbunden ist. Die Blätter von Hypolytrum, die uns immer als eine Ausnahme von der allgemeinen Regel entgegengetreten sind, deuten auch hier wieder auf höhere Verhältnisse hin. Indem das Stereom hier nicht mehr selbstständig, sondern immer nur in Verbindung mit dem Mestom auftritt, erkennen wir bereits Anklänge an höhere Monokotyledonen, speciell an einzelne Juncaceen und andere Liliifloren. Jedes im Mesophyll verlaufende Leitbündel wird jeweilen durch mächtige subepidermale Rippen direct mit der oberen und unteren Epidermis verbunden, wodurch der Blattquerschnitt, wie durch Diaphragmen, in zahlreiche Theilstücke parcellirt wird. Neben der Mittelrippe sind es endlich ganz besonders noch die beiden seitlichen Blattränder, welche auch ziemlich constant mechanisch verstärkt sind.

Eine vorwiegend auf die Blätter beschränkte Einrichtung sind die Gelenkapparate. Sie sind bei den Cyperaceen

sehr verbreitet, doch können sie gelegentlich auch ganz fehlen, wie z. B. bei den meisten Fimbristylis-Arten. Gewöhnlich ist jedoch wenigstens ein „Gelenk“, welches dann der centralen Hauptrippe entspricht, vorhanden. Hin und wieder werden neben diesem Hauptgelenk auch noch mehrere Nebengelenkapparate angelegt, so bei Lipocarpha argentea (Bklr.), Fuirena umbellata (Rottb.). Mehrere Hypolytrum, ganz besonders Hypolytrum latifolium (Rich.) zeigen sogar fünf bis sieben wohlausgebildete Gelenkapparate. Eine solche vermehrte Anlage von Gelenkapparaten deutet immer auf etwas extremere Verhältnisse hin, wie wir sie ja gerade bei Hypolytrum schon zu wiederholten Malen angetroffen haben. Der Gelenkapparat kommt immer durch eine lokale Umwandelung des Wassergewebes über einzelnen Leitbündeln zu Stande. Durch Zelltheilungen wird an diesen Stellen das Wassergewebe zwei- bis vierschichtig, die Zellen strecken sich in der Richtung senkrecht zur Blattoberfläche und erfahren gelegentlich noch locale Verdickungen ihrer Wandungen. An der oberen Epidermis wird der Gelenkapparat sehr oft von einzelnen Trichomen oder von zahlreichen papillösen Ausstülpungen begleitet. Die Bewegung beruht, wie bei allen Gelenkapparaten und Rollblättern, auf Turgorschwankungen, auf die ich hier nicht weiter einzugehen gedenke.

Schliesslich bleiben uns noch einige abweichende interessante Blatttypen zu besprechen übrig. Wir beginnen mit Eriophorum filamentosum (Bklr.). Das Blatt, im Querschnitt oval bis schwach sichelförmig, zeigt mehrere, 8—12 tiefe Einbuchtungen, in denen auch die Stomata sitzen. Von jeder Einbuchtung zur diametral gegenüberliegenden der anderen Blattseite erstreckt sich das Assimilationsgewebe, das auf diese Weise gewöhnlich auf vier resp. sechs Querzonen beschränkt wird. Zwischen je zwei dieser assimilirenden Zonen verläuft in der Mitte des Blattes ein im Querschnitt rhombisches Gefässbündel. Die Verbindung zwischen Chlorophyllgewebe und den einzelnen Leitbündeln wird durch eine einzellige Schicht hexagonaler, chlorophyllloser Zellen vermittelt, welche demnach der äussern Parenchymscheide entsprechen würde. Alle übrigen Theile des Blattes zwischen Epidermis, Chlorophyllgewebe und den centralen Leitbündeln werden von dem auch hier wie im Stengel äusserst kräftig entwickelten Skelet beansprucht.

Weit grösseres Interesse bietet uns aber die Blattanatomie von Hypolytrum. Zur Morphologie des Blattes von Hypolytrum humile (Bklr.) (Taf. XIX, Fig. 7) sei vorausgeschickt, dass dasselbe 5 mm breit ist und drei Hauptnerven besitzt. Die centrale Hauptrippe ragt über die Blattoberseite vor, die beiden seitlichen verlaufen dazu symmetrisch und überragen die Blattunterseite. Da aber diese Rippen verschieden gebaut sind und auch die zwischen liegenden Blattsegmente ihre eigenthümlichen Structurverhältnisse zeigen, wird es am besten sein, die drei Abschnitte gesondert zu besprechen.

Wir beginnen mit den zwischen den drei Hauptrippen liegenden Blattsegmenten, denen sich auch die zwei seitlichen Blattränder, rechts und links von den über die Blattunterseite vorragenden Rippen anschliessen. Schon bei schwacher Vergrösserung fällt uns die mehrschichtige, obere und untere gleichartig ausgebildete Epidermis auf, zwischen beiden zieht sich bandartig im Mesophyll das Chlorophyllgewebe mit den kleinen, meist rundlichen Gefässbündel hin. Die obere Epidermis ist gewöhnlich drei-, selten in Begleitung der grösseren Leitbündel vierschichtig. Die äusserste Zelllage besteht aus kleinen, platt gedrückten Zellen, deren peripherische Zellwand sehr stark verdickt und deren Zellinhalt immer reich an Gerbstoffen ist. Die zwei, resp. drei folgenden Epidermalschichten fungiren wieder als Wassergewebe, ihre Zellen sind daher grösser, die Wandungen dünner und beweglicher. Die untere Epidermis ist meist nur zweischichtig. Der Grössenunterschied zwischen den beiden Zellschichten ist jedoch nicht so auffallend wie bei der oberen Epidermis. Die äusserste Schicht unterscheidet sich von der zweiten nur durch etwas stärker verdickte Wandungen. Das Assimilationsgewebe wird von zahlreichen Intercellularen durchsetzt, so dass man den Eindruck eines feinen Netzes erhält. Die Zellen des Assimilationssystems sind polyedrisch, fünf- bis sechsseitig, nur schwach gestreckt, jedoch niemals pallisadenförmig und zeichnen sich durch auffallend stark verdickte Wandungen aus. Die im Mesophyll verlaufenden Leitbündel sind meistens reine Mestombündel.

Gehen wir nun zur Besprechung der beiden seitlichen, über die Blattunterseite vorragenden Hauptrippen über. Die äussere Zellwand der oberen Epidermis ist sehr stark verdickt, die

einzelnen Zellen sind etwas in der Richtung des Organs in die Länge gezogen, sie besitzen feste Radialwände und einen dunkelbraunen, gerbstoffartigen Inhalt. Die unmittelbar darunter liegende Zellschicht des epidermalen Wassergewebes zeigt sehr starke, senkrecht zur Blattfläche in die Länge gezogene Zellen mit festen membranösen Radialwänden (= Gelenkpolster). Bei den 2—3 übrigen Schichten des Wassergewebes ist die Streckung lange nicht mehr so ausgesprochen, auch sind die Wandungen viel dünner und beweglicher. Diese Schichten haben also ihren Charakter als Wassergewebe viel besser erhalten, als die darüber liegenden beiden äusseren Zellschichten. Das mächtige Leitbündel wird nun auf beiden Seiten von ansehnlichen mechanischen Belegen begleitet, besonders sind die Skeletelemente um das Phloëm sehr stark concentrirt. Dieses Stereom ist so starkwandig, dass die Lumina oft beinahe vollkommen verschwinden. Phloëm und Xylem werden durch stark verdicktes Holzparenchym scharf von einander getrennt. Das Gefässbündel zeigt eine äussere, theilweise chlorophyllhaltige Parenchymscheide, der sonst immer vorhandene, das Xylem durchziehende Hohlkanal fehlt.

Die eigenthümlichsten und abweichendsten Verhältnisse treffen wir aber endlich im Bau der centralen Hauptrippe, welche, wie bereits erwähnt, über die Blattoberseite vorragt. Das grosse Gefässbündel ist stark der Blattunterseite genähert und besitzt einen ausserordentlich starken mechanischen Beleg, dessen Zellen bis zum Verschwinden des Lumens verdickt sind. Das Skeletsystem bildet aber hier einen eigentlichen cylinderförmigen Strang, welcher nicht nur das Leitbündel, sondern auch noch ein dünnwandiges, von den Autoren als Nervenparenchym bezeichnetes Gewebe umschliesst. Zwischen den Gefässbündelelementen und dem über die Blattoberseite hervorragenden Nervenparenchym finden wir eine mittlere Zone mehr oder weniger stark verdickter Zellen, welche als eine Art innerer Gegengurtungen zur mechanisch verstärkten Blattunterseite aufzufassen wäre. Das Nervenparenchym besteht aus einem interstitienlosen, dünnwandigen, parenchymatischen Gewebe, das seitlich von der mittleren Gruppe verdickter Zellen direct mit dem Gefässbündel der Blattunterseite communicirt und als typisches inneres Wasserreservoir und Speichergewebe fungirt. Der Hohlcylinder ist aber nicht allseits gleich stark

verdickt. Zwischen dem Nervenparenchym und dem Gefässbündel können wir auf beiden Seiten eine bedeutend schwächer verdickte Stelle beobachten; hier steht das Wassergewebe mit dem Chlorophyllgewebe in directer Beziehung. Auch auf diesem Querschnitt tritt uns das Assimilationsgewebe wieder sehr compact entgegen. Das Nervenparenchym wird von einem ganz eigenthümlich geformten Skeletmantel eingeschlossen, im Querschnitt besitzt dieser obere Theil der Skeletkapsel die Form einer Meduse. Eine ungemein stark verdickte Epidermis überzieht endlich die Blattoberseite. Schliesslich sei noch erwähnt, dass zwischen Skeletkapsel und Blattunterseite sich ein einschichtiges Band stark verdickter, polygonaler, chlorophyllhaltiger Zellen hinzieht.

Wenn wir uns die soeben erörterten Verhältnisse noch einmal kurz vergegenwärtigen, so kommen wir zu der Ueberzeugung, dass wir es hier nicht nur mit einer extremen Lebensbedingungen angepassten Cyperacee zu thun haben, wir beobachten gleichzeitig noch eine Reihe von Merkmalen, welche sonst den Cyperaceen fremd sind und auf andere Monokotyledonen hindeuten. Nervenparenchym, stark vorragende Rippen, Centralkapsel, compactes Assimilationsgewebe, chlorophyllhaltige, äussere Parenchymscheide, das sind alles Merkmale, welche sonst den Cyperaceen fremd sind, die wir aber ganz besonders bei Gramineen immer und immer wieder antreffen.

Ganz analoge, abweichende Verhältnisse zeigt auch Hypolytrum macrophyllum (Bklr.). Das Blatt besitzt eine für Cyperaceen ungewöhnliche Breite. Ich habe wiederholt Blätter von 6—9 cm Breite gemessen. An der starken Mittelrippe finden wir ebenfalls ein wohl entwickeltes Gelenkpolster. Gegenüber Hypolytrum humile (Bklr.) können wir jedoch mannigfache Abweichungen constatiren. Das Assimilationsgewebe ist weniger compact, mehr schwammig ausgebildet und in zwei Streifen gesondert, welche unmittelbar unter der oberen resp. unteren Epidermis verlaufen und durch ein grosslumiges, zartwandiges, centrales Wassergewebe von einander getrennt sind. Die Skeletelemente treten bei dieser Art als subepidermale Rippen unter der oberen Epidermis auf. Die grösseren Gefässbündel sind im unteren Chlorophyllstreifen und im centralen Wassergewebe eingebettet, sie zeigen am Phloëm starke, mechanische Belege, da-

gegen ist das Xylem mit der Blattoberseite nur durch wenige schwach sklerenchymatische Zellelemente verbunden. Die kleineren Leitbündel verlaufen dagegen ganz in der oberen Chlorophyllzone und lehnen sich stets an die kleinen und schwachen subepidermalen Rippen an.

Werfen wir endlich noch einen Blick auf Hypolytrum distachyum[1]), eine Form, die aus der Collection von Richard Schomburgk stammt und in Englisch-Guiana gesammelt wurde. Die Structur des Blattes ist auch hier wieder äusserst kräftig und mahnt in mancher Beziehung an immergrüne Pflanzen, speciell an Coniferen. Das Blatt ist in allen seinen Theilen ziemlich gleich gebaut. Die Umgebung der Hauptrippe ist wohl etwas fester, aber nicht durch die Ausbildung eines Gelenkes oder durch das Hervortreten des Gefässbündels über die obere resp. untere Epidermis ausgezeichnet. Bei zu intensiver, anhaltender Beleuchtung, d. h. bei Austrocknungsgefahr, scheint sich die Pflanze — nach dem Herbarmaterial zu schliessen — durch Einrollen der Blätter zu schützen. Morphologisch interessant ist auch die Ausbildung einer mächtigen stengelumfassenden, trockenhäutigen Scheide, ein Vorkommen, das bei den Cyperaceen ziemlich isolirt dasteht. Die Zellen der oberen Epidermis sind abgeplattet und zeigen stark verdickte Aussenwandungen. Ihre Lumina sind bei getrocknetem Herbarmaterial von gerbstoffartigen Substanzen stets braun gefärbt. Direct unter der Epidermis verläuft eine ein- oder zweischichtige, ziemlich gleichmässige, continuirliche Reihe sehr stark verdickter, sklerenchymatischer Zellen, ein Vorkommen, das an viele immergrüne Pflanzen erinnert. Erst unter dieser Sklerenchymschicht stossen wir auf ein mächtiges Wassergewebe, dessen obere Zellen polygonal, die unteren dagegen gestreckt sind. Das ganze Gewebe aber ist dünnwandig und weitlumig. Das wohl entwickelte, von grösseren und kleineren Leitbündeln durchzogene Chlorophyllgewebe finden wir erst in der unteren Hälfte des Blattes. Dieses Assimilationsgewebe sowie die unteren Theile des Wassergewebes werden von vereinzelten Bastfasern oder von kleinen Gruppen von Baststrängen durchzogen, welche jedenfalls vorwiegend localmechanischer Natur sind, indem sie für die Gesammtfestigkeit kaum

1) Diese Art konnte ich in keiner Flora auffinden.

in Betracht kommen können. Die untere, zwei- bis vierschichtige, kleinlumige Epidermis wird von schwachen, abgeplatteten, subepidermalen Rippen begleitet. So besitzt jedes Hypolytrum-Blatt seine specifischen Eigenthümlichkeiten und die Blätter, obwohl äusserlich in ihrer Form vollkommen übereinstimmend, zeigen in ihrer Anatomie eine merkwürdige Mannigfaltigkeit.

C. Rhizom und Wurzel.

Wir können uns hier sehr kurz fassen. Das mir zur Verfügung stehende, ausserordentlich spärliche Material gestattet mir nicht einmal einen flüchtigen Gesammtüberblick über den Aufbau von Rhizom und Wurzel der Cyperaceen. Nur in verhältnissmässig seltenen Fällen wurden von den Reisenden die Exemplare genügend vollständig gesammelt, um in dieser Richtung verwerthet zu werden. Bei Besprechung des Skeletsystems haben wir zudem bereits gesehen, wie schon der oberirdische Stengel gelegentlich vollkommen den Bau des typischen Rhizoms nachahmen kann. Rhizomartiger Stengel und typisches Rhizom lassen sich dann nur noch nach dem Vorhandensein oder gänzlichen Mangel chlorophyllhaltiger Zellen von einander unterscheiden. Fimbristylis asperrima (Bklr.), Ficinia silvatica (Kth.), Hemichlaena capillifolia (Schrad.) und andere Cyperaceen besitzen nach dieser Auffassung noch „rhizomartige Stengel". Deshalb haben wir diese Formen auch schon bei Betrachtung der Stengelanatomie behandelt. Anders verhält es sich mit Ficinia repens (Kth.) vom Capland, hier haben wir es mit einem typischen Rhizom zu thun, indem gar keine chlorophyllhaltigen Zellen mehr vorhanden sind. In der centripetalen Verlagerung des Leitungssystems und der Skeletelemente erkennen wir zunächst wieder die Inanspruchnahme des Rhizoms auf Zugfestigkeit und damit auch eine grosse Annäherung des anatomischen Baues des Rhizoms an den der Wurzel. Die Leitbündel selbst sind nicht mehr collateral, sondern ausgesprochen perixylematisch und durch eine zwei- bis dreischichtige Stereomscheide von dem ziemlich dickwandigen Grundparenchym getrennt. Die dünnwandigen, zarten Phloëmelemente liegen beinahe vollkommen central. Woher nun diese vollkommene Veränderung im Bau des Leitbündels? Die veränderten Anforderungen

des Rhizoms gegenüber dem Stengel können uns hierüber allein Aufschluss geben. Das dickwandige Xylem und die Nervenscheide haben das zarte Phloëm gegen den nach dem mittleren Theil des Stengels fortgepflanzten radialen Druck des Erdreichs zu schützen. Dieser ganze centrale Theil wird nun durch eine mächtige Schutzscheide von der Rinde getrennt. Diese Schutzscheide entspricht vollkommen der Schutzscheide der Wurzel, ist aber an einzelnen Stellen zweischichtig, stark concentrisch verdickt und von gabelig verzweigten Porenkanälen, welche den Stoffverkehr zwischen den Gefässbündeln und der als peripherisches Speichergewebe fungirenden Rinde vermitteln, durchzogen. Die Rinde lässt nun von Aussen nach Innen deutlich drei Schichten unterscheiden: Die Epidermis, eine Stereomscheide, welche als breiter mechanischer Ring entwickelt ist und auf Druckfestigkeit beansprucht wird und endlich die eigentliche Rinde, ein ziemlich dickwandiges Grundparenchym, das bei oberirdischem Verlauf des Rhizoms gelegentlich auch ergrünen kann, gewöhnlich aber ganz chlorophylllos ist. Stereomscheide und Endodermis waren bei dem mir zur Verfügung stehenden Herbarmaterial immer intensiv dunkelbraun gefärbt. — Noch geringer war die Auslese an Wurzeln. Dieser vollkommene Mangel beruhte allerdings weniger auf ungenügendem Verständniss der Sammler, als vielmehr auf dem schlechten Erhaltungszustande des Materials. Wenn es beinahe immer möglich ist, selbst an älterem Herbarmaterial die Anatomie des Stengels bis in die letzten Einzelheiten zu verfolgen, so wird dies jedoch für die Wurzel nur in seltenen Ausnahmefällen erreichbar sein. Der Stengel verdankt diesen Vorzug gegenüber der Wurzel hauptsächlich seiner Biegungsfestigkeit. Dieser mechanischen Anforderung entsprechend müssen, wie wir gesehen haben, alle festeren, resistenteren Elemente nach der Peripherie verlagert werden, indessen die zarteren Gewebe, von diesem schützenden Mantel umgeben, im Inneren des Stengels recht wohl erhalten bleiben können. Ganz umgekehrt bei der Wurzel. Der Zugfestigkeit gemäss sind nun die Skeletfasern und die Gefässe in der Mitte des Stengels zu einem centralen Fibrovasalstrang vereinigt, die zarteren Gewebe dagegen an der Peripherie. Beim Eintrocknen und Pressen sind letztere darum den zerstörenden Einwirkungen unmittelbar ausgesetzt, die Rinde

wird daher nur in seltenen Fällen noch unverletzt erhalten sein. Aus diesem Grunde will die Anatomie der Wurzel, ganz besonders von jungen zarten Wurzeltheilen, immer an lebendigen Pflanzen studirt sein. Wenn es mir also nicht möglich ist, auf Grund eigener Beobachtungen, auf die Structurverhältnisse der Cyperaceenwurzel näher einzugehen, so bin ich um so glücklicher auf eine Schrift, welche diese Lücke wohl auszufüllen vermag, verweisen zu können. Es sind die „vergleichenden histologischen Untersuchungen der Gramineen- und Cyperaceenwurzeln" von Klinge, veröffentlicht in den mémoires de l'académie impériale des sciences de St. Petersbourg Bd. 26, p. 12 ff. Hier möchte ich nur noch darauf hinweisen, dass gelegentlich auch die Wurzel xerophile Merkmale erwerben kann. Die Wurzeln der Cappflanze Ficinia lateralis (Kth.) weisen darauf hin, dass diese Pflanze jedenfalls zeitweise in ganz ausgetrocknetem Erdreich vegetiren muss. Durch das Austrocknen der Erde wird nun der radiale Druck bedeutend erhöht, die Pflanze muss aber diesem Druck entgegenwirken, um die Leitungsbahnen der Säfte offen zu halten. Bei dieser Pflanze sehen wir daher ausserhalb der centralen Gefässbündelzone nicht nur eine gemeinsame stark verdickte Schutzscheide, sondern auch die drei bis sechs folgenden Schichten der Rinde sind noch stark verdickt; so wird die schützende Wirkung der äusseren Rindenschichten bedeutend erhöht.

II. Systematischer Theil.

A. Versuch einer Verwerthung der anatomischen Untersuchung für die Systematik.

Der Werth der einzelnen Merkmale, seien sie nun morphologischer oder anatomischer Natur, ist ein sehr verschiedener. Zur systematischen Verwerthung werden wir am besten Charaktere von möglichst grosser Stabilität wählen, noch willkommener jedoch werden uns Merkmale sein, die durch ihr Auftreten eine Reihe secundärer, in der allgemeinen Correlation begründete Charaktere hervorrufen. Dagegen werden wir alle variablen Merkmale, d. h. solche, die innerhalb ihres Verwandtschaftskreises grossen

Schwankungen ausgesetzt sind, soviel als möglich ausschliessen. In diesem Sinne unterscheidet Jules Vesque bereits zwischen taxinomischen und epharmonischen Merkmalen. Epharmonische Merkmale sind demnach solche, die in ihrem Auftreten hauptsächlich von den Standortsverhältnissen abhängen, sie können deshalb innerhalb derselben Pflanzenfamilie oder sogar innerhalb derselben Art entweder sehr stark ausgebildet sein, oder auch wieder vollkommen fehlen. Es ist nun aber sehr leicht möglich, das ein epharmonisches Merkmal scheinbar die Eigenschaften eines typischen Merkmales besitzt, einfach nur darum, weil keine Ursache zur Variation, kein verändernder Factor vorhanden war. Um solche versteckte epharmonische Charaktere in ihrer wahren Bedeutung zu erkennen, müssen wir zu Kulturen, in denen wir die verschiedensten Lebensbedingungen künstlich nachahmen, unsere Zuflucht nehmen. Erst wenn wir die Pflanze dieser Prüfung unterworfen haben, werden wir in der Lage sein, endgültig zwischen epharmonischen und typischen Merkmalen zu unterscheiden. Schon aus diesen Erörterungen geht hervor, dass — nach unserer Auffassung — ein principieller Unterschied zwischen taxinomischen und epharmonischen Merkmalen eigentlich nicht existirt, es sind nur graduelle, im Laufe der Zeit entstandene Unterschiede, welche eine solche Trennung gestatten. Diese Thatsache findet auch in unserer Definition der typischen Merkmale ihren Ausdruck: Typische Merkmale sind eben nur epharmonisch fixirte Charaktere. Dieselben sind von um so grösserer diagnostischer Bedeutung, wenn sie auf einen möglichst kleinen Formenkreis beschränkt sind. Aus diesen Gründen können wir bei der Aufstellung der Diagnose nicht sorgfältig genug verfahren. Gerade aber in dieser Hinsicht suchen wir bei der gegenwärtigen rein morphologischen Systematik der Cyperaceen oft vergebens nach einer gewissenhaften kritischen Sichtung der unterscheidenden Merkmale. In der Einleitung hatten wir bereits Gelegenheit, uns über die Aufstellung von Gattungen auf Grund ganz einseitig gewählter Merkmale auszusprechen. Wenn ich nun auch nicht in der Lage bin, mir über die Morphologie der Cyperaceen ein eigenes Urtheil erlauben zu dürfen, so brauche ich nur auf die bezüglichen Arbeiten von Palla und Pax zu verweisen, wo wir Aeusserungen wie: „Die Gattungen Cyperus

und Fimbristylis sind ebenso wenig natürlich wie Scirpus" antreffen und zur Einsicht kommen, dass die Abgrenzung der Unterfamilien und Gattungen bei den einzelnen Autoren immer noch eine äusserst schwankende ist.

Ganz besonders reich an epharmonischen Merkmalen wird natürlich vor allem dasjenige Gewebesystem sein, das am directesten den weitgehendsten äusseren Schwankungen ausgesetzt ist, nämlich das Hautgewebe. Die Haarbekleidung, ob kryptopore oder phaneropore Stomata, die Mächtigkeit der Cuticula und der äusseren Cellulosemembran u. s. w. werden beinahe immer epharmonischer Natur sein; dass aber die Haarbekleidung gelegentlich auch typisch werden kann, das lehrt uns die Behaarung der Cruciferen und die einseitigen Haarleisten der Stellarien. Gewöhnlich aber werden wir die typischen Merkmale mehr in dem Bau und in der Anordnung der inneren Gewebesysteme zu suchen haben.

Nun zur überaus wichtigen Frage: Haben wir in der inneren Parenchymscheide ein epharmonisches oder ein typisches Merkmal? Ich glaube die Antwort kann, wenn auch die Frage endgültig erst durch embryologisch-physiologische Studien entschieden werden kann, für uns kaum zweifelhaft sein. Für Epharmonie der inneren Parenchymscheide könnte höchstens ihr constantes Auftreten bei Wasserpflanzen sprechen, dagegen finden wir in ihr eine Reihe von Merkmalen vereinigt, welche ganz den Stempel typischer Charaktere besitzen. Wir gedenken hier zunächst der spärlichen, kaum vorhandenen Uebergänge zwischen den Formen mit innerer Parenchymscheide und dem gewöhnlichen Typus. Es kommen hier einzig die wenigen Fälle in Betracht, wo neben der inneren Parenchymscheide gleichzeitig auch noch die äussere Parenchymscheide vorhanden ist, wie bei einigen Fimbristylis und Heleocharis; ferner wäre hier auch noch das Auftreten von nur einerlei Gefässbündeln bei den Heleocharis mit innerer Parenchymscheide zu erwähnen. Was endlich die 2—3 Pallisadenringe um die Gefässbündel einzelner Heleocharis anbetrifft, so werden wir, wie bereits erwähnt, es hier mehr mit einem Anpassungsmerkmal, das auf die grosse Armuth an Blattorganen zurückzuführen wäre, zu thun haben. Die Constanz der Ausbildung der inneren Parenchymscheide innerhalb der gleichen Art, sowie die

mit dem Auftreten verbundenen correlativen Unterschiede im allgemeinen anatomischen Bau, d. h. die mit der Chlorophyllscheide stets Hand in Hand gehende Anordnung der Pallisaden um die Gefässbündel, die schwache Ausbildung der mechanischen Elemente und das Auftreten von zweierlei Gefässbündeln, sprechen ebenfalls dafür, dass wir in der inneren Parenchymscheide ein typisches Merkmal gefunden haben. Endlich sei nochmals auf die grosse Uebereinstimmung zwischen den morphologischen Gattungen und dem Vorkommen oder Fehlen der Chlorophyllscheide hingewiesen, welche uns zeigt, dass die innere Parenchymscheide auch mit gewissen rein morphologischen Merkmalen parallel geht.

Aus diesen Betrachten erkennen wir den hohen diagnostischen Werth der inneren Parenchymscheide. Nach ihrem Auftreten oder Fehlen können wir die grosse Familie der Cyperaceen s. str. in die zwei scharf von einander zu unterscheidenden Unterfamilien der *Chlorocyperaceen* und der *Eucyperaceen* trennen. Zu den Eucyperaceen gehören folgende Gattungen:

Hypolytrum,	Courtoisia,	Hemichlaena,
Carpha,	Androtrichum,	Ficinia,
Dulichium,	Acoridium,	Eriophorum,
Pentasticha,	Psilocarya,	Dichromena.

Chlorocyperaceen sind:

Lipocarpha,	Hemicarpha,	Ascolepis,
Kyllingia,	Fuirena,	Fimbristylis.

Dagegen sind die Gattungen Scirpus, Cyperus und Heleocharis je in zwei Genera aufzulösen, je nachdem die Chlorophyllscheide vorhanden ist oder fehlt. Von Scirpus ist nur die kleine Untergruppe Dichostylis als selbstständige Gattung abzutrennen, weil sie im Gegensatz zu den übrigen Scirpi die innere Parenchymscheide und die damit verbundenen correlativen Merkmale besitzt. Aber auch morphologisch ist nach Palla Dichostylis von Scirpus zu trennen. Der niedere Wuchs, die an der Spitze der Inflorescenz meist dicht gedrängten Aehrchen, ferner die Tragblätter, welche mit einer, meist grannenartigen, mehr oder minder zurückgekrümmten Spitze versehen sind; der Griffel mit meist nur zwei Narben und das Vorkommen von nur einem Pollenblatt ist von

Scirpus durchaus abweichend. Was nun endlich die Gattungen Cyperus und Heleocharis anbetrifft, so sind es sehr heterogene Genera, welche eine Menge von Formen enthalten, die anderwärts nicht unterzubringen waren. Es sind durchaus unnatürliche Gattungen. Die engere Systematik der Cyperus-Arten ist weniger auf morphologische Unterschiede als auf habituelle Typen basirt. Ich glaube daher vollkommen berechtigt zu sein, diese beiden Gattungen in je zwei Genera aufzulösen, um so mehr als auch hier eine gewisse Uebereinstimmung zwischen dieser Eintheilung und der morphologischen Gruppirung nicht zu verkennen ist. Von Cyperus trennen wir alle Formen mit innerer Parenchymscheide als „Chlorocyperus“ ab, und für die Heleocharis mit Chlorophyllscheide, stellen wir das neue Genus „Chlorocharis“ auf. Auf die weitere anatomische Charakteristik dieser Gattungen verzichte ich hier, dieselbe findet sich im folgenden Abschnitt.

B. Uebersicht über die anatomischen Charaktere von Stengel und Blatt der Cyperaceae s. str.

I. Chlorocyperaceae.

Innere chlorophyllhaltige Parenchymscheide, unmittelbar unter der Schutzscheide der peripherischen Leitbündel. Pallisaden streng radial um die Gefässbündel angeordnet, daher so viele gesonderte Assimilationscentren als peripherische Leitbündel vorhanden sind. Ausbildung von orbiculären und ovalen Leitbündeln, die nicht nur morphologisch, sondern auch anatomisch scharf zu unterscheiden sind. Mechanischer Aufbau schwach. Allgemeine Structur meist schwammig, von zahlreichen Hohlkanälen durchzogen, niemals Xerophyten. Vorwiegend typische Sumpf- oder Wasserpflanzen. In acht Gattungen ca. 400—600 Arten (Taf. XIX, Fig. 1, 6, 8 und Taf. XVIII, Fig. 5 u. 6).

---

1. **Lipocarpha.** Sieben Arten (3) [1], ausschliesslich tropisch. Alte und Neue Welt.

---

1) Die eingeklammerte Zahl giebt jeweilen die Zahl der untersuchten Arten der betreffenden Gattung an.

Leitbündel nach Form und Grösse scharf in zwei Zonen gesondert. Um die unmittelbar unter den subepidermalen Rippen verlaufenden orbiculären Leitbündel sind die Pallisaden kranzförmig, radial angeordnet. Die grösseren ovalen Gefässbündel verlaufen mehr central und zeigen wenigstens am Phloëm eine deutliche innere Parenchymscheide. Grundparenchym geschlossen, von keinem centralen Hohlkanal durchzogen. Das mir einzig zur Verfügung stehende Blatt von L. argentea (Bklr.) ist durch einen Haupt- und zahlreiche Nebengelenkapparate ausgezeichnet. Epidermis zwischen den subepidermalen Rippen mit eigenthümlichen, papillösen Auswüchsen. Stomata klein, beweglich, nicht eingesenkt, führen in eine röhrenförmige innere Athemhöhle. Pallisadencharakter des Assimilationsgewebes nicht ausgeprägt. Wenn wir endlich noch hinzufügen, dass bei L. argentea (Bklr.) Phloëm und Xylem durch eine Zone stark verdickter Zellen scharf getrennt, und dass im Phloëm die Siebröhren vorwiegend peripherisch, die Geleitzellen dagegen gegen das Xylem gruppenweise vereinigt sind, so haben wir die hauptsächlichsten anatomischen Merkmale erschöpft.

2. **Hemicarpha.** Drei Arten (1) in tropischen und subtropischen Gebieten; davon war mir nur H. subsquarrosa (Nees.) zugänglich. Aeusserst zart gebaut.

Zellen der Epidermis grosslumig, dünnwandig. Jedem orbiculären Gefässbündel entspricht eine schwache, aus wenigen Bastfasern bestehende subepidermale Rippe. Innere Parenchymscheide dieser orbiculären Bündel sehr gross, beinahe das ganze Leitbündel ausfüllend. Jede subepidermale Rippe entspricht meist nur der inneren Hälfte einer einzigen Epidermiszelle. Höchstens 3—4 grössere ovale Gefässbündel. Centrales Grundparenchym zartwandig.

3. **Ascolepis.** Sechs Arten (4), Süd-Afrika und tropisch Ost-Afrika. Wärmeres Amerika (Taf. XVIII, Fig. 9).

Mechanisch ziemlich stark, einige Arten jedoch schwach bis sehr schwach. Epidermisaussenwand oft stark verdickt, eigenthümlich granulös. Subepidermale Rippen von verschiedener Stärke, relativ breit, jedoch nicht weit centripetal vordringend.

Leitbündel in zwei concentrischen Zonen, peripherisch orbiculäre, central ovale Bündel, letztere am Xylem mit wohlentwickelten Gegengurtungen. Centrum des Stengels von einem weitmaschigen, dünnwandigen Grundgewebe ausgefüllt. Blätter im Querschnitt halbkreisförmig bis kreisrund, sich dem Bau des Stengels eng anschliessend. Blattoberseite mit weitlumigem Wassergewebe. Gefässbündel meist reine Mestombündel, selten von schwachen mechanischen Belegen begleitet. Subepidermale Rippen, vorwiegend auf der Blattunterseite localisirt.

4. **Chlorocyperus.** (36.) Sehr homogen gebaut. Ausbildung der inneren Parenchymscheide, radiale Anordnung des Assimilationsgewebes um die Leitbündel, Bau und Anordnung der orbiculären und ovalen Gefässbündel für die ganze Gruppe äusserst constant, von dem allgemeinen für sämmtliche Chlorocyperaceen gültigen Schema, kaum abweichend. Anatomische Unterschiede erstrecken sich nur auf die Ausbildung des Skeletsystems und des centralen Grundgewebes, sowie auf die speciellere Anordnung der ovalen Gefässbündel. Mechanisch vorwiegend schwach bis sehr schwach gebaut. Centrales Grundgewebe entweder geschlossen oder von einem Hohlkanal durchzogen, oder endlich wie bei Chlorocyperus Papyrus in ein parenchymatisches Netzwerk aufgelöst. Ovale Leitbündel entweder unmittelbar unter den orbiculären Bündeln verlaufend (Chlorocyperus Papyrus) oder über die ganze Querschnittsfläche vertheilt oder auch gegen das Stengelcentrum concentrirt (Chl. junciformis) (Taf. XIX, Fig. 1).

Zu dieser Gattung gehören z. B. folgende, früher unter Cyperus aufgeführte Arten:

Chlorocyperus	Papyrus[1]) (Taf. XIX, Fig. 1),	Chlorocyperus	pauper,
„	grammicus,	„	flavescens[1]),
„	Megapotamicus,	„	Mundlii,
„	cimicinus,	„	Eragrostis,
„	abyssinicus,	„	articulatus,
„	intermedius,	„	junciformis[1]),
„	Jacquini,	„	Barteri,
„	pannonicus[1]),	„	polystachyus[1]),
		„	patuliflorus,

1) Europäische Arten.

Chlorocyperus rivularis,
" latispicatus,
" Nilagiricus,
" Aegyptiacus,
Chlorocyperus confertus,
" Melanostachyus,
" Iria.
etc.

5. **Kyllingia** (Rottb.). 40 Arten (11), in wärmeren Gebieten beider Hemisphären (Taf. XVIII, Fig. 6).

Mechanisch sehr schwach gebaut. Subepidermale Rippen um das Doppelte, Drei- oder Mehrfache ihrer Querschnittsfläche von einander abstehend und meist stark abgeplattet. Gegengurtungen der Gefässbündel ebenfalls sehr schwach, oft reine Mestombündel. Stengelcentrum mit geschlossenem Grundparenchym oder centralem Hohlkanal. Trichome nur vereinzelt auf der Blattunterseite. Obere Epidermis des Blattes entweder ein- oder mehrschichtig. In ersterem Fall verlaufen die mechanischen Elemente unmittelbar über der Blattunterseite, in letzterem Fall dagegen werden einzelne Zellen der Blattoberseite zu Skeletelementen umgewandelt.

6. **Chlorocharis.** (12.) Subepidermale Rippen zahlreich, meist klein, schwach, nur aus wenigen Bastfasern bestehend, in gleichmässigen Abständen verlaufend. Chlorophyllgewebe, in 2—3 mehr oder weniger deutlich radial um die Gefässbündel angeordneten Pallisadenschichten. So kommt, indem die Assimilation dem Stengel übertragen wird, wieder secundär eine Art Assimilationsring zu Stande. Gefässbündel alle von derselben Form, mehr dem ovalen Typus sich nähernd.

Es sind zwei Gruppen zu unterscheiden:

a) nur innere Parenchymscheide vorhanden. Chl. Balansaeana, Chl. emarginata, Chl. capitata, Chl. geniculata, Chl. subprolifera (früher alle zu Heleocharis).

b) innere und äussere Parenchymscheide vorhanden. Je nachdem die innere oder die äussere Parenchymscheide deutlicher entwickelt ist, nähert sich die betreffende Art in ihren übrigen anatomischen Merkmalen mehr der Gattung Chlorocharis oder Heleocharis.

Chlorocharis vivipara, Chl. palustris (?), Chl. tuberculosa etc. (früher alle zu Heleocharis).

7. **Dichostylis.** Bis jetzt ca. 15 spec., früher unter Scirpus und Cyperus.

Es gehören hierher: D. Micheliana (L. unter Scirpus), D. pygmaea (L. unter Cyperus), D. aristatus (L. zu Cyperus), D. hamulosa (M. B. unter Cyperus), D. nitens (Vahl unter Cyperus), D. patens etc. Fester gebaut als Hemicarpha, steht diesem jedoch sehr nahe. Ovale Gefässbündel über das ganze Grundgewebe vertheilt, subepidermale Rippen breiter und kräftiger. Bezüglich morphologischer Begründung der Gattung siehe Palla: „Zur Kenntniss der Gattung Scirpus", Engler, bot. Jahrbücher, Bd. X, S. 295, Taf. XI, Fig. 1.

8. **Fimbristylis.** 200 spec. (38), vorzugsweise tropisch, mit einzelnen isolirten Arten in den subtropischen und gemässigten Zonen (Taf. XVIII, Fig. 10).

Epidermis meist zart. Aussenwand in der Nähe der Stomata granulös, Radialwände der grösseren Hautzellen sich keilförmig nach der Innenwand verjüngend. Stengel, wenn rund, durch abgeplattete oder etwas centripetal vordringende, sehr genähert verlaufende oder um das Mehrfache ihrer Querschnittsfläche von einander abstehende subepidermale Rippen ausgezeichnet; bei ovalem oder eckigem Stengelquerschnitt beobachten wir eine Concentration der mechanischen Elemente nach den vorgeschobensten Stengeltheilen. Subepidermale Rippen meist ohne Scheide, direct an das Assimilationsgewebe grenzend. Mechanische Belege der Leitbündel unbedeutend, reine Mestombündel weit verbreitet. Bei vielen Arten wird das centrale Grundgewebe von kleineren isolirten Baststrängen durchzogen. Orbiculäre Leitbündel bei einigen Arten sowohl mit innerer als auch äusserer Parenchymscheide [Fim. aspera (Nees), Fim. spadicea etc.]. Zellen der letzteren jedoch immer sehr klein, stark reducirt. Ovale Gefässbündel unmittelbar unter der ringförmigen Zone orbiculärer Bündel verlaufend, im mittleren Theil des Stengels ganz fehlend. Blätter von sehr wechselnder Querschnittsform und nur mit schwachen, isolirten Trichomen.

II. Eucyperaceae.

Innere chlorophyllhaltige Parenchymscheide fehlt, äussere chlorophylllose Parenchymscheide stets vorhanden, besonders in den Blättern deutlich ausgebildet. Pallisaden des Stengels einen geschlossenen Assimilationsring bildend, radial zur Oberfläche des Organs angeordnet. Assimilirende Zellen des Blattes in ihrer Längsrichtung meist senkrecht zur Blattoberfläche stehend. Nur einerlei Gefässbündel. Vorherrschend von mittlerem mechanischen Bau, daneben auch sehr schwach gebaute Formen und typische Xerophyten. Allgemeine Structur etwas compacter als bei den Chlorocyperaceen. Luftkanäle jedoch sehr verbreitet, Intercellularsystem meist reichlich. Sumpfpflanzen, aber auch typische Xerophyten. In 15 Gattungen ca. 550—700 Arten (Taf. XIX, Fig. 2).

---

9. **Fuirena** (Rottb.). 20 Arten (9), Tropen beider Hemisphären, viele endemisch in Capland. Da die subepidermalen Rippen meist abgeplattet sind, die Gefässbündel selbst nur schwache oder auch gar keine Gegengurtungen besitzen, so zeigt diese Gattung vorwiegend mechanisch schwach gebaute Formen. Stomata auf der Blattunterseite stark hervorragend. Epidermis besonders am Blatt relativ reich an papillösen Ausstülpungen und einzelligen Trichomen (Taf. XIX, Fig. 5).

Uebersicht.

I. Stengel deutlich 3—4eckig, Trichome spärlich, mechanisch am stärksten gebaut.

A. Stengel viereckig.

1. F. umbellata (Rottb.). Mehrere Gelenkapparate, nur an diesen papillöse Ausstülpungen; Grundgewebe perlschnurförmig aufgelöst.

B. Stengel dreikantig.

2. F. coerulescens (Steud.). Obere Epidermis ohne Haare, dagegen sind einzelne Zellen der unteren Epidermis zu langen, einzelligen Haaren ausgewachsen.

3. F. pubescens (Kth.), schwächer, Papillen nur über den Gelenkapparat und an beiden Blattenden.

II. Stengel rundlich oder halbmondförmig, mechanisch schwächer gebaut.

A. Ganz ohne Haare.

4. Fuirena scirpoidea (Mich.). Trichterförmiges Blatt, Stomata nicht vorragend.

B. Stengel ohne Haare, Blatt mit Papillen.

5. F. repens (?). — Holzparenchym zwischen Xylem und Phloëm nicht verdickt.

6. F. gracilis (Kth.). — Holzparenchym zwischen Xylem und Phloëm stark verdickt.

C. Stengel und Blatt mit Trichomen.

7. Fuirena squarrosa (Mich.) }
8. „ simplex (Vahl) } Leitbündel über den ganzen Querschnitt des Stengels vertheilt.

9. F. glomerata (Lam.). Leitbündel in zwei Zonen.

10. **Carpha.** Zwei Arten (2). Philippinen, Neu-Holland.

Xerophile Anklänge verbeitet. Z. B. Fehlen des Hohlkanals im Xylem der Gefässbündel. Pallisaden mit stark verdickten Membranen. Carpha alpina (R. Br.) zeigt in der centralen Verlagerung der Leitbündel und Skeletelemente Annäherung an Rhizomstructur. Subepidermale Rippen ungefähr um ihren Querschnitt von einander abstehend, durch ihr starkes centripetales Vordringen, erfolgt bei einigen Arten eine Parcellirung des Assimilationsgewebes. Peripherisches Grundparenchym mit stark verdickten Wandungen, dagegen im Stengelcentrum dünnwandig, einen centralen Hohlkanal freilassend. Blätter halbmondförmig oder zuweilen asymmetrisch. Assimilationsgewebe in zwei, durch das Mesophyll gesonderten Zonen angelegt; auf der Blattunterseite meist nur ein-, auf der Blattoberseite dagegen 2—3 schichtig.

C. paniculata (Ph.). Philippinen, mit zahlreichen xerophilen Anpassungsmerkmalen.

C. alpina (R. Br.). Neu-Holland, Sumpfcharakter dominirt.

11. **Dulichium.** Eine Art (1). Atlantisches Nord-Amerika.

Unmittelbar unter der stark verdickten Epidermis in kleinen Abständen sogenannte „subepidermale Gefässbündel“, welche nur

von ganz unbedeutenden mechanischen Belegen begleitet sind. Dagegen peripherisches Grundgewebe stark verdickt. Zwischen je zwei peripherischen Gefässbündeln verläuft ein Hohlkanal und das Pallisadengewebe. Zone zwischen Xylem und Phloëm durch stark verdicktes Holzparenchym ausgezeichnet. Blatt mit centralem Gelenkapparat. Leitbündel durch mechanische Rippen mit beiden Epidermen verbunden.

12. **Eucyperus.** (24.) Gegenüber Chlorocyperus mechanisch bedeutend stärker gebaut. Subepidermale Rippen eng verlaufend, oft stark centripetal verlängert direct in die Gegengurtungen der peripherischen Gefässbündel übergehend. Zwischen je zwei subepidermalen Rippen peripherische Hohlkanäle. Gegengurtungen der Gefässbündel oft theilweise miteinander verschmelzend unter Bildung eines inneren Pseudoskeletringes. Assimilationsgewebe immer als mehr oder weniger mächtiger, zusammenhängender, oft gerippter Chlorophyllring ausgebildet. Pallisaden tangential oder radial angeordnet. Gefässbündel meist unmittelbar unter dem Chlorophyllgewebe verlaufend. Grundgewebe erhalten, seltener theilweise resorbirt und dann von einem centralen Hohlkanal durchzogen (Taf. XIX, Fig. 2). Hierher gehören z. B.:

Eucyperus Martianus,
" longus[1]),
" Schaffneri,
" longifolius,
" textilis,
" gracilis,

Eucyperus Luzulae,
" diffusus,
" bruneovaginatus,
" pungens,
" fuscus[1]),
" alternifolius.

13. **Courtoisia.** Eine Art (1). India orientalis.

Subepidermale Rippen weit abstehend, durch chlorophyllloses oder sehr schwach chlorophyllhaltiges Sternparenchym von einander getrennt (wie bei Juncus). Sternparenchym oft zerrissen, so entstehen peripherische Hohlkanäle. Leitbündel etwas centripetal verlagert, mit starken mechanischen Gegengurtungen. Phloëm nur aus wenigen (8—15) grösseren, hexagonalen dünnwandigen Zellen bestehend, eine Differenzirung in Sieb-

---

1) Europäische Arten.

röhren und Geleitzellen konnte nicht nachgewiesen werden. Continuirlicher Assimilationsring. Stengelcentrum mit Tendenz zur Hohlkanalbildung.

14. **Androtrichum** (Kth.). Eine Art (1). Rio de Janeiro.

Stengel und Blatt ziemlich gleich gebaut. Breiter Assimilationsring von zahlreichen keilförmigen subepidermalen Rippen durchzogen. Gefässbündel deutlich in zwei Zonen gesondert. Interstitienloses centrales Grundparenchym. Stomata mit Trichterapparat.

15. **Hemichlaena** (Schrad.). Drei Arten (2). Südafrika.

Grosse Uebereinstimmung im Bau der Blätter, dagegen sehr verschieden in der Stengelstructur. Die Blattanatomie zeigt in den starken armartigen Ausbuchtungen der Blattunterseite Anklänge an ähnliche Bildungen bei Xerophyten, die Dünnwandigkeit der Epidermiszellen, die vorragenden Spaltöffnungen, die zarte Cuticula und der schwache mechanische Aufbau widersprechen aber einer solchen Lebensweise. Der Stengel von H. angustifolia (Schrad.) schliesst sich eng an die Blattverhältnisse an, derjenige von H. capillifolia (Schrad.) erinnert lebhaft an Rhizomconstructionen.

16. **Ficinia.** Ca. 40 spec. (24). Beinahe ausschliesslich auf Südafrika beschränkt (Taf. XIX, Fig. 4).

Epidermis zur Rillenbildung neigend. Aeussere Epidermiswand meist ausserordentlich stark verdickt, bei einzelnen Arten (z. B. F. radiata) doppelt so mächtig als ihr Lumen. An den beiden seitlichen Blatträndern von F. truncata und F. radiata beobachten wir je ein schuppenförmiges, einschichtiges Gebilde. Subepidermale Rippen kräftig, zahlreich, selten mechanischer Ring (F. ramosissima). Durch Verschmelzen der localmechanischen Belege benachbarter Leitbündel wird oft noch ein innerer falscher Skeletring angedeutet (F. lithosperma, F. compargensis). Zellwände des centralen Parenchyms oft stark verdickt. Mächtiger Assimilationsring, hin und wieder von localmechanischen isolirten Baststrängen durchzogen. Grosse Mannigfaltigkeit im Bau der Gefässbündel. Typische collaterale Bündel, Phloëm zwischen die

Xylemelemente eingekeilt und selbst typisch concentrische, perixylematische Bündel. Endodermis immer stark verdickt, von einfachen oder verzweigten Porenkanälen durchsetzt.

Anatomisch können wir vier Stengeltypen unterscheiden.

A. Mechanischer Ring.

1. Gefässbündel perixylematisch (F. ramosissima).

B. Subepidermale Rippen.

2. Gefässbündel über den ganzen Querschnitt vertheilt (Ficinia radiata).
3. Gefässbündel in einer ringförmigen peripherischen Zone angeordnet (F. lithosperma, F. secunda, F. stolonifera, F. gracilis etc.).
4. Nur 3—6 central verlaufende Gefässbündel (F. silvatica).

17. **Eriophorum.** 13 Arten (11), meist in der nördlich gemässigten Zone (Taf. XVIII, Fig. 3).

Wenn wir von Eriophorum filamentosum (Bklr.) absehen, von ziemlich einheitlichen anatomischem Bau. Centrales Grundgewebe meist in zwei Schichten differenzirt. Subepidermale Rippen mit den peripherischen Leitbündeln verbunden, oft stark keilförmig ausgezogen. Pallisadencharakter beinahe nie deutlich ausgeprägt, assimilirende Zellen nur länglich rund oder oval bis polyedrisch. Zwischen den subepidermalen Rippen typisches Sternparenchym, bei ausgewachsenem Material dagegen durch Resorption entstandene Hohlkanäle. Blatt meist mit centralem Gelenkapparat. Leitbündel des Mesophylls durch mechanische Belege mit beiden Epidermen verbunden. Holzparenchym zwischen Xylem und Phloëm oft chlorophyllhaltig.

Wie folgendes Schema zeigt, können die einzelnen Wollgräser nach ihrem anatomischen Bau sehr gut unterschieden werden.

I. Subepidermale Rippen schwach, nicht centripetal verlängert, daher die Leitbündel meistens nicht erreichend.

1. Erioph. microstachys. — Pallisadencharakter deutlich erhalten, Leitbündel in einer einzigen ringförmigen Zone innerhalb des Assimilationsringes. Centrales Grundgewebe nicht in zwei Schichten differenzirt, ohne Intercellularen.

2. E. alpinum nähert sich Subtribus II. Ausgezeichnet durch auffallend stark verdickte äussere Epidermiswandung und durch die sklerenchymatische Ausbildung der unter den Spaltöffnungen gelegenen Zellen (innerer Becherapparat).

II. Subepidermale Rippen stark centripetal verlängert, mit den Leitbündeln verwachsen.

A. Blätter flächenartig, mit deutlicher Mittelrippe.

a) Zellen des Grundgewebes alle ziemlich gleich gebaut.

3. E. comosum (Vahl). Leitbündel über den ganzen Querschnitt vertheilt. Obere Epidermis zweischichtig. Keine Hohlkanäle.

b) Grundgewebe in zwei Schichten differenzirt.

α) mit Gelenkapparat.

Eriophorum polystachyum L.:

4. E. angustifolium (Rottb.). Pallisadencharakter des Assimilationsgewebes nicht ausgeprägt. Durch frühzeitige Resorption des Sternparenchyms entstehen peripherische Hohlkanäle. Der Hauptrippe jedes Blattes entsprechen auf der Blattunterseite zwei getrennte subepidermale Rippen.

5. E. latifolium (Hoppe). In dem peripherisch differenzirten Grundgewebe verlaufen zahlreiche isolirte Leitbündel. Blätter an der Hauptrippe nur mit einer einzigen mächtigen, sichelförmigen mechanischen Rippe. Leitbündel des Blattes durch kräftige subepidermale Rippen mit beiden Epidermen verbunden.

6. E. gracile (Koch). An der Bildung des Gelenkapparates sind zwei Zellschichten betheiligt. Der Hauptrippe des Blattes entsprechen auf der Blattunterseite zwei subepidermale Rippen.

7. E. Virgineum (L.). Hauptrippe des Blattes mit einer einzigen wohlentwickelten subepidermalen Rippe. Gegengurtungen der Gefässbündel verschmelzen theilweise und bekunden so die Tendenz zur Bildung eines mechanischen Ringes.

β) Gelenkapparat in Rückbildung.

8. E. Scheuchzeri (Hoppe). Holzparenchym zwischen Xylem und Phloëm der Leitbündel oft chlorophyllführend.

B. Blatt stengelartig, oval bis dreikantig.

9. E. vaginatum (L.), Assimilationsgewebe im Mesophyll des Blattes von einzelnen isolirten Baststrängen durchzogen.

10. E. Chamissonis (C. A. Meyer). Blatt im Querschnitt halbmondförmig, auf der concaven Seite kein Chlorophyllgewebe.

III. Mit mechanischem Ring.

11. E. filamentosum (Bklr.). Epidermis mit zahlreichen, einzelligen, papillösen Trichomen. Grundgewebe sehr stark verdickt, kleine dreieckige Intercellularen zwischen sich freilassend. Chlorophyllgewebe nur 2—3schichtig, aus rundlichen bis polygonalen Zellen bestehend.

18. **Scirpus.** Etwa 180 Arten. An feuchten Orten und Sümpfen über die ganze Erde verbreitet; davon sind Scirpus Michelianus (L.), pygmaeus (Lam.) und congestus (Hamil.) abzutrennen und dem Chlorocyperi unterzuordnen.

Bezüglich der anatomischen Merkmale siehe Palla[1]), woselbst die Gattung in acht Untergruppen aufgelöst ist. Von diesen Untergruppen sind hierher zu rechnen: Scirpus s. str.; Holoschoenus, Blysmus, Schoenoplectus und Isolepis. Dieselben lassen sich auch sehr gut nach dem anatomischen Bau ihres Stengels unterscheiden, wie etwa folgende Tabelle (siehe S. 573) zeigt.

19. **Pentasticha.** Eine Art (1). Im tropischen Afrika und auf Madagaskar.

Stengel dreikantig, mechanische Elemente vorzüglich an den drei Flügeln concentrirt. Epidermis einschichtig, Stomata zart, etwas über die Flucht der Epidermis hervorragend. Mächtiger Chlorophyllring mit tangential verlaufenden, schlauchförmigen Assimilationszellen. Einige grössere Leitbündel verlaufen unmittelbar unter dem Chlorophyllgewebe. Phloëm meist stark entwickelt, Siebröhren central, Geleitzellen kranzförmig um dieselben angeordnet. Centrales dünnwandiges Grundgewebe. Im Blatt ist die obere Epidermis als Wassergewebe ausgebildet. Medianer Gelenkapparat. Grössere mechanische Rippen nur unter dem centralen Gefässbündel und je zwei Sicheln an den beiden verbreiterten Blatträndern.

---

1) Abbildungen der fünf Typen innerhalb der Gattung Scirpus s. l. finden sich in Engler, Botan. Jahrbücher, Bd. X, Tafel 11.

	Subepidermale Rippen	Chlorophyllgewebe	Gefässbündel	Centrales Grundgewebe
1. Scirpus s. str.	zahlreich, meist direct mit den peripherischen Leitbündeln verbunden	zwischen der Epidermis und den peripherischen Leitbündeln, von grösseren Intercellularen durchzogen	zahlreich, Xylem u. Phloëm meist mit Bastbelegen: peripherische Bündel kleiner, in einer einfachen Reihe angeordnet, durch Athemkanäle getrennt	ausgewachsen, mit grossem, centralem Luftkanal.
2. Holoschoenus	zahlreich, isolirt, nicht bis zu den peripherischen Leitbündeln reichend	Chlorophyllgewebe zwischen d. subepiderm. Rippen mehr od. weniger tief herunterlaufend; Anfang eines continuirlichen Assimilationsringes	peripherisch, in 2—3 unregelmässigen, concentrischen Reihen zusammengedrängt	grosser Luftkanal oder lockeres Mark.
3. Blysmus	weniger zahlreich, ziemlich weit abstehend, nur wenige setzen sich bis zu den peripherischen Leitbündeln fort	continuirlicher mächtiger Assimilationsring, sich bis zu den peripherischen Leitbündeln erstreckend	zu einem einreihigen Kranz angeordnet, nach Grösse sehr wechselnd; am Xylem immer Bastsicheln, am Phloëm jedoch nur bei den grösseren Bündeln; zwischen den einzelnen Bündeln verlaufen immer Athemkanäle	Mark erhalten.
4. Schoenoplectus	zahlreich, aber sehr schwach	continuirlicher, 2—3 schichtiger Chlorophyllring; Assimilationsthätigkeit vom Stengel übernommen	Phloëmelemente untereinander sehr ungleich, peripherischer Kranz v. Leitbündeln, daneben meist noch einzelne Leitbündel, an den Stellen, wo die Maschen des Grundgewebes zusammenstossen	Markschicht netzartig aufgelöst, von grossen Luftgängen durchzogen.
5. Isolepis	wenige, jedoch meist fünfeckig, breit (d. h. eine Rippe entspricht 3—6 Epidermiszellen)	desgleichen	nur 3—6 Gefässbündel in den peripherischen Theilen des centralen Grundgewebes	Markschicht meist erhalten.

20. **Psilocarya** (Torr.). Sechs Arten (2). In Australien, Nord- und Südamerika.

Stengel dreikantig, Epidermis einschichtig, kleinlumig. Peripherische Leitbündel von verschiedener Grösse mit starken mechanischen Belegen am Phloëm, welche gelegentlich zu einem Pseudoskeletring verschmelzen. Chlorophyllgewebe von kleinen Hohlkanälen durchzogen. Grundgewebe in 2 scharf von einander getrennte Theile differenzirt, peripherische Zone compact mit stark verdickten Zellwänden, centrale Theile dünnwandig, locker, bei ausgewachsenen Exemplaren oft vollkommen verschwunden.

21. **Dichromena** (Vahl). Acht Arten (2). Nord- und Süd-Amerika. (Taf. XVIII, Fig. 4.)

Mächtiger Assimilationsring, keine selbstständigen subepidermalen Rippen. Stereomelemente nur die, meist etwas nach dem Stengelcentrum verlagerten Gefässbündel begleitend.

22. **Heleocharis**[1]. 80 Arten (20). Von den Tropen bis in das arktische Gebiet beider Hemisphären weit verbreitet. (Taf. XVIII, Fig. 11.)

Luftkanäle ebensoviele als Gefässbündel, 4 bis zahlreiche. Die zahlreichen, subepidermalen Bastbündel, die im Querschnitte mehr oder weniger die Form eines Fünfeckes zeigen, bewahren deutlich die Gestalt der Epidermiszelle, aus der sie hervorgegangen sind. Diaphragmen sind vorhanden. Grösse der einzelnen Phloëmelemente sehr verschieden.

23. **Acoridium** (Nees). Eine Art (1). Manilla, Phillipinen. (Taf. XVIII, Fig. 1 u. 2.)

Ausgesprochener Xerophyt. Stengel und das einzig ausgebildete Blatt der Länge nach miteinander verwachsen, indem das Blatt den sehr rudimentären Stengel scheidenartig umgiebt. S t e n g e l. — Grund- und Assimilationsgewebe kaum angedeutet, besteht beinahe nur aus mechanischen Elementen, welche von vier mächtigen Leitbündeln durchzogen werden. Phloëm sehr stark

---

1) Siehe: Dr. E. Palla, Zur Kenntniss der Gattung Scirpus in Engler's Botanische Jahrbücher, Bd. X, S. 299.

ausgebildet, Xylem dagegen schwach. Blatt. — Mächtiges Wassergewebe an der Verwachsungsstelle von Stengel und Blatt. Stomata mit äusseren Athemhöhlen, in die Ausbuchtungen des Blattes eingesenkt. Gefässbündel in die mächtigen subepidermalen Rippen eingebettet. Subepidermale Rippen von der Epidermis durch eine einfache Chlorophyllschicht getrennt.

24. **Hypolytrum.** — 25 Arten (10). In den tropischen und subtropischen Gebieten beider Hemisphären. (Taf. XVIII, Fig. 8, Taf. XIX, Fig. 7.)

In Stengel und Blatt äusserst stark gebaut, vielfach xerophile Anklänge. Epidermis meist 2—4schichtig, selten einschichtig. Aeusserste Epidermisschicht kleinlumig, oft gerbstoffhaltig, mit sehr stark verdickter, zuweilen papillöser Aussenwand; 2—3 folgende Schichten, grosslumiger, zartwandig, fungiren als typisches peripherisches Wassergewebe. Unter der Epidermis folgt ein mehr oder weniger mächtiger, continuirlicher Assimilationsring. Subepidermale Rippen fehlen, nur bei H. distachyum und H. laxum verlaufen unter der Epidermis abgeplattete Baststränge von sehr verschiedener Mächtigkeit. Dieselben verschmelzen oft theilweise miteinander unter Bildung eines flachen Skeletringes. Sonst sind die mechanischen Elemente immer streng an die Gefässbündel gebunden. Leitbündel stets über das ganze Grundparenchym vertheilt, jedoch unmittelbar unter dem Chlorophyllgewebe besonders eng verlaufend, indem hier die Bastbelege am Phloëm besonders mächtig sind und oft miteinander verschmelzen, entsteht auch hier oft ein mechanischer Ring. Gefässbündel meist vollkommen in Bast eingebettet. Centrales Grundgewebe geschlossen, oft ziemlich dickwandig. Blattbau für jede Art wieder verschieden. Hauptrippen über die Blattober- resp. Blattunterseite hervorragend, Nervenparenchym, mehrschichtige obere und untere Epidermis, Gelenkpolster, einzellige Sklerenchymlage unter der oberen Epidermis (wie bei vielen immergrünen Pflanzen), isolirte Baststränge im Mesophyll, Dickwandigkeit der Pallisaden, Ansammlung von Gerbstoffeinschlüssen in bestimmten Zonen etc., sind alles Merkmale, welche die grosse Mannigfaltigkeit der Blattanatomie von Hypolytrum hinlänglich charakterisiren.

Literatur-Verzeichniss.

Dieses Verzeichniss macht keineswegs Anspruch auf Vollständigkeit, es bezweckt nur eine Zusammenstellung der hauptsächlichsten Cyperaceen-Arbeiten.

Böckeler, Cyperaceae in Linnaea, Bd. 36.

—, Ueber die Variabilität der Narbenzahl innerhalb einer Art (= Carex) in Flora 1875, p. 562—565.

Bentham et Hoocker, Genera plantarum, III, p. 1037.

Caruel, Annales des sciences naturelles, 5. série, tome VII, p. 107.

Cyrillo, Cyperus Papyrus. Parma 1796 mit 2 Tafeln.

Sal. Thomas Drejer, Symbolae Caricologiae. Leipzig 1844.

Duval-Jouve, Etude histotaxique des Cyperus de France.

— —, Sur une forme de cellules épidermiques qui paraissent propres aux Cyperacées.

— —, Diaphragmes vasculifères des monocotylédones aquatiques.

Diese drei Abhandlungen sind erschienen in den Mémoires de l'Académie de Montpellier. Sciences, Tome VIII.

Eichler, Blüthendiagramme, I, p. 113.

Endlicher, Genera plantarum, I, p. 109.

Heer, Flora tertiaria Helvetiae, I, p. 72 und III, p. 163.

Klinge, Vergleichende histologische Untersuchungen der Gramineen- und Cyperaceen-Wurzeln. In mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg, Bd. XXVI, p. 12.

Kunth, Enumeratio plantarum, II.

—, in Wigmann's Archiv, II, p. 349, Tab. VII.

—, in Abhandlungen der königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1837 (erschienen 1839), p. 37 und 1839 (1841), p. 1 ff.

Lestiboudois, Essai sur la famille des Cyperaceae, 1819.

Nees ab Esenbeck, in Linnaea, IX.

— —, in Flora brasiliensis von Martius, III, 2.

Dr. Ed. Palla, Zur Kenntniss der Gattung Scirpus in Engler's Botan. Jahrb., X, S. 294—301.

Ferd. Pax, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Cyperaceen in Engler's Botan. Jahrbücher, VII, S. 287—318, Taf. II.

— —, Cyperaceae mit 56 Einzelbildern in 12 Figuren in Engler-Prantl's Natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. II, S. 98—126.

Payer, Traité d'organogénie, p. 698, t. 147.

Schlechtendal, Ueber die Blüthentheile von Fuirena und deren Bedeutung. In der Botan. Zeitg. 1845, Sp. 849.

Schimper, Traité de palaeontologie, II, p. 408.

S. Schwendener, Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. Sitzungsberichte der königl. preuss. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin, Bd. VI, 1889.

Jakob Sturm und Dr. David Hoppe, Caricologia germanica, Nürnberg 1835.

E. Wilczeck, Beiträge zur Kenntniss des Baues der Frucht und des Samens der Cyperaceen (mit 6 Tafeln). Botan. Centralblatt, XIII. Jahrg., Bd. LI, No. 5/6.

Ergebnisse.

1. In der überaus grossen Armut charakteristischer Anpassungserscheinungen des Hautgewebes und in dem zarten lockeren Bau der Gefässbündel kommt der hygrophile Grundcharacter der Cyperaceae s. str. immer wieder zum Ausdruck. Dies gilt selbst für die wenigen, unter extremen Lebensbedingungen vegetirenden Arten und Gattungen.

2. Im Stengel beeinflusst die xerophile Lebensweise in erster Linie die Ausbildung des mechanischen Systems, im Blatt dagegen den Bau des Assimilationsgewebes.

3. Stengel und Blatt der Cyperaceen sind anatomisch nicht scharf zu trennen, auch ausgewachsen werden beide durch eine continuirliche Reihe von Zwischenformen miteinander verbunden.

4. Zahlreiche Cyperaceen sind durch das Auftreten der inneren Parenchymscheide, einer einfachen chlorophyllhaltigen Zellschicht innerhalb der Schutzscheide der Gefässbündel ausgezeichnet.

5. Das Vorkommen der inneren chlorophyllhaltigen Parenchymscheide bedingt, (wenn wir von einigen wenigen Fällen absehen), immer das Fehlen der äusseren chlorophylllosen Parenchymscheide.

6. Das Chlorophyll der inneren Parenchymscheide ist assimilationsfähig.

7. Das Auftreten der inneren Parenchymscheide mag sich auf die Hälfte aller Scirpoideen erstrecken, das heisst etwa 400 Arten umfassen.

8. Die Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide bilden anatomisch eine scharf umgrenzte Gruppe. Auf diesen anatomischen Bau gestützt, ist die Familie der Cyperaceen s. str. (Scirpoideen), je nach dem Vorkommen oder Fehlen der inneren Parenchymscheide in die beiden Unterfamilien der Chlorocyperaceae und Eucyperaceae zu trennen.

9. Das Assimilationsgewebe der Chlorocyperaceen ist radial um die einzelnen Leitbündel angeordnet, daraus resultiren so viele gesonderte Assimilationscentren als peripherische Leitbündel vorhanden sind.

10. Die Chlorocyperaceen besitzen zweierlei Gefässbündel, orbiculäre und ovale. Sie sind nicht nur nach ihrer Querschnittsform, sondern auch noch nach ihrem anatomischen Bau wohl zu unterscheiden.

11. Die schwache Ausbildung des Assimilationsgewebes der Chlorocyperaceen wird durch das Auftreten einer inneren Parenchymscheide und durch die directe Ableitung der Assimilationsproducte aus den Pallisaden ermöglicht, oder mit anderen Worten, die quantitative Verminderung der Assimilationselemente wird durch ihre qualitative Ausbildung und Anordnung ersetzt.

12. Die Chlorocyperaceen bilden innerhalb der alten Familie der Cyperaceen s. str. (Scirpoideen) nicht nur anatomisch, sondern sehr wahrscheinlich auch phylogenetisch eine einheitliche Gruppe.

13. Mit Ausnahme der beiden artenreichen Gattungen Cyperus und Heleocharis sind die Vertreter jeder anderen Gattung entweder alle im Besitz der inneren Parenchymscheide (= Chlorocyperaceae) oder sie fehlt ihnen immer (= Eucyperaceae).

a) Zu den Eucyperaceen gehören:

Hypolytrum, Carpha, Dulichium, Courtoisia, Androtrichum, Hemichlaena, Ficinia, Eriophorum, Acoridium, Pentastichia, Psilocarya und Dichromena.

b) Chlorocyperaceen sind:

Lipocarpha, Hemicarpha, Ascolepis, Kyllingia, Fuirena, Fimbristylis.

c) Cyperus und Heleocharis. Jede dieser beiden Gattungen ist daher in zwei Gattungen aufzulösen.

Von Cyperus trenne ich alle Formen mit innerer Parenchymscheide als neue Gattung *„Chlorocyperus“ (nov. gen.)* ab; und für alle Heleocharis mit innerer Parenchymscheide stelle ich das neue Genus *Chlorocharis (nov. gen.)* auf[1]).

14. Hypolytrum bereitet in seiner Blattanatomie höhere Verhältnisse vor.

15. Die Anpassungsfähigkeit des Cyperaceenblattes zeigt sich nicht sowohl in der grossen Formenmannigfaltigkeit, als vielmehr im anatomischen Bau.

1) Von Scirpus ist endlich die Untergruppe Dichostylis (= Chlorocyperaceae) als selbstständige Gattung abzutrennen.

Vorliegende Arbeit wurde im königlich botanischen Institut der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin im Winter-Semester 1890/91 und Sommer-Semester 1891 unter Leitung des Herrn Professor Dr. S. Schwendener ausgeführt. An dieser Stelle möge es mir vergönnt sein, meinem hochverehrten Lehrer für seine mannigfachen Anregungen und freundlichst ertheilten Rathschläge meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Professor Dr. Engler, Director des botanischen Gartens und Museums zu Berlin, bin ich für die zuvorkommende Ueberlassung von Material aus dem reichen königlichen Herbarium zu tiefem Danke verpflichtet, sowie auch Herrn Professor Dr. Klebs in Basel, für die während der Ausarbeitung mir zu Theil gewordene, bereitwilligst gewährte Unterstützung.

Figuren-Erklärung.

Tafel XVIII.

Fig. 1 u. 2. Acoridium tenellum (Nees ab Esenb.).

Fig. 1. Centraler Stengel mit einem scheidenförmigen Blatt (in seiner ganzen Länge) verwachsen. *w* = Wassergewebe; *st* = Lage der Stomata; *ch* = Chlorophyllschicht zwischen Epidermis und subepidermalen Rippen; *r* = Assimilationsgewebe des Stengels.

Fig. 2. Verwachsungsstelle von Blatt und Stengel (mit Object *E*). *a* = Epidermis des rudimentären Stengels; *b* = Epidermis des Blattes; *m* = Andeutung von Trennungsspalten zwischen Blatt und Stengelepidermis; *d* = Rest von Chlorophyllgewebe im Stengel.

Fig. 3. Eriophorum filamentosum (Bklr.). Querschnitt durch einen Theil des Stengels. *r* = Epidermis mit einzelligen, papillösen Haaren; *ch* = Assimilationsring mit stark verdickten Wandungen.

Fig. 4. Dichromena nervosa (Presl.). Stengelquerschnitt.

Fig. 5. Cyperus cimicinus (Presl.). Querschnitt durch ein orbiculäres Bündel mit den drei geschlossenen Scheiden.

Fig. 6. Kyllingia squamulata (Vahl). Querschnitt durch ein orbiculäres Bündel mit den drei Scheiden und einem einzigen centralen Gefäss.

Fig. 7. Cyperus abyssinicus. Phaneropore Spaltöffnung.

Fig. 8. Hypolytrum latifolium (Rich.). Phaneropore Spaltöffnung der Blattunterseite.

Fig. 9. Ascolepis capensis (Kth.). Spaltöffnungsapparat aus sechs Zellen bestehend. I = Schliesszelle; II = erste Nebenzelle; III = zweite Nebenzelle. *a* = Athemraum.

Fig. 10. Fimbristylis ferruginea (Vahl). Radialwände sich gegen die innere Epidermiswand verjüngend. (Objectiv *E*).

Fig. 11. Heleocharis rostellata (Torrey). Durchschnitt durch die Epidermis mit nach der Mitte verdünnten Radialwänden. (Objectiv *E*.)

Tafel XIX.

Fig. 1. Cyperus incompletus (Lk.). Blattquerschnitt als Typus der Chlorocyperaceen, zeigt die Uebereinstimmung von Assimilationsgewebe und innerer Parenchymscheide. I = ovales Leitbündel; *d* = chlorophylllose Durchlasszellen; *i* = innere Parenchymscheide; *a* = Assimilationsgewebe; II = orbiculäres Leitbündel.

Fig. 2. Cyperus alternifolius (L.). Blattquerschnitt als Typus der Eucyperaceen. *a* = äussere Parenchymscheide; *c* = Schutzscheide; *H* = Xylem; *L* = Phloëm.

Fig. 3. Androtrichum polycephalum (Kth.). Trichterapparat. *a* = äusserer Vorhof; *r* = Athemraum; *i* = Intercellularen zwischen den (*t*) Trichterzellen.

Fig. 4. Ficinia stolonifera (Nees ab Esenb.). Rillenbildung mit vorragenden subepidermalen Rippen.

Fig. 5. Fuirena squarrosa (Mich.). Rillenbildung mit zurücktretenden, eingesenkten subepidermalen Rippen. *u* = untere Epidermis.

Fig. 6. Cyperus confertus (Sw.). Querschnitt durch den Blattrand.

Fig. 7. Hypolytrum humile (Bklr.). Schematischer Blattquerschnitt.

Fig. 8. Querschnitt durch ein Gefässbündel des Laubblattes von Papyrus cicuta, das Bündel ist von drei Scheiden umgeben, einer inneren Chlorophyllscheide, der prosenchymatischen Schutzscheide und einer äusseren Chlorophyllscheide, deren radial gestreckte Zellen das Assimilationsgewebe des Blattes bilden (nach Haberlandt: Physiolog. Pflanzenanatomie, Fig. 61).

Fig. 9. Cyperus spec. Kegelzelle über einer subepidermalen Rippe.

Fig. 10. Lipocarpha argentea (Br.). Papillöse Ausstülpung einer Epidermiszelle über einer subepidermalen Rippe.

Ueber die Zerklüftungsvorgänge in anomalen Lianenstämmen.

Von

H. Schenck.

Mit Tafel XX und XXI.

In seinem Aufsatz: „Ueber die Anatomie der Acanthaceengattungen Afromendoncia und Mendoncia", Berichte der deutschen bot. Ges. 1893, p. 352, hat E. Gilg meine Angaben[1]) über das anomale Dickenwachsthum des Stammes bei der letzteren Gattung in Zweifel gezogen und die Vorgänge, die sich bei der nachträglichen Zerklüftung des Holzes hier abspielen, in ganz anderer Weise zu erklären versucht. Während ich die Ansicht vertreten habe, dass das Dilatationsparenchym an Ort und Stelle entstehe, behauptet Gilg, dass es von der Cambiumzone aus, zunächst am Grunde der in den Holzkörper einspringenden Weichbastfurchen, in den Holzkörper eindringe und so die Zerklüftung herbeiführe. Sodann hat O. Warburg, ebenfalls in den Berichten der deutschen bot. Ges. 1893, p. 425, seine Untersuchungen „Ueber den Einfluss der Verholzung auf die Lebensvorgänge des Zellinhaltes" publicirt und meine Ansicht von der Entstehung des Dilatationsparenchyms im Allgemeinen angegriffen, indem er zunächst bei einer Bauhinia feststellte, dass die Zerklüftung des axialen oder centralen Holzes in der That durch Eindringen der Dilatationsparenchym-Initialen zwischen die radialen Reihen der Holzelemente vor sich geht und indem er weiterhin zu dem Schlusse kommt, dass die lebendigen Elemente des

1) Beiträge zur Anatomie der Lianen, Jena 1893, p. 237 und Taf. XII, Fig. 165—171.

Holzes und des Markes, soweit sie verholzt seien, nicht mehr zu Neubildungen befähigt seien. Er sagt (p. 435), dass Neubildungen vom Marke, soweit dasselbe verholzt sei, niemals ausgingen, und (p. 436) Neubildungen aus unverholzten Markzellen seien noch nicht in Lianenstämmen sicher erwiesen, wenn er es auch für wahrscheinlich halte. Man habe sich die Zerklüftungserscheinungen so vorzustellen, dass einerseits durch Einfluss von Atmosphärilien, andererseits durch Torsionserscheinungen der Lianen, Spalten im Holze entstehen, endlich aber komme die ungleichmässige Holzbildung vor allem in Betracht. Diese Radialrisse wurden dann sofort durch meist vom cambialen Gewebe ausgehendes Theilungsgewebe ausgefüllt, welches dann durch seinen Turgor und fortgesetzte Theilungen wieder Anlass zur Vertiefung der Spalten in radialer Richtung oder zu Querrissen, d. h. concentrischen Spalten gäbe. Von dem Aussenholz schreite dann die Zerklüftung in derselben Weise weiter in das Centralholz.

Beide Publicationen veranlassten mich zu einer Nachprüfung der Frage nach der Herkunft des Dilatationsparenchyms an meinem Alkoholmaterial verschiedener Stämme. Ich habe mich nun in der That davon überzeugt, dass in manchen Fällen ein Eindringen der Dilatationsinitialen, wie es Warburg für das Bauhinia-Centralholz abbildet, vorkommt, dass aber dieser Vorgang keineswegs bei allen Zerklüftungserscheinungen in Lianenstämmen sich abspielt, sondern dass die Hauptmasse des Dilatationsparenchyms an Ort und Stelle aus lebendigen Elementen des Holzkörpers und des Markes hervorgeht. Im Holzkörper sind vor Allem radiale oder tangentiale Streifen oder Gruppen von unverholzten, dünnwandigen Holzparenchymzellen, welche vom Cambium bei der Verdickung des Holzes zwischen die typischen Holzelemente eingelagert werden, befähigt, nachträglich Streckung und Theilung einzugehen, aber ich habe auch in gewissen Fällen constatiren können, dass auch verholzte Elemente des Holzes und zwar Belagzellen der Gefässe, sowie Markstrahlzellen wieder auswachsen können. Ebenso giebt es, wie aus den speciellen Angaben zu ersehen, unzweifelhaft Beispiele für die Bildung des Dilationsparenchyms aus Markzellen, sowohl unverholzten, wie auch schwach verholzten. Die einzelnen Lianenarten zeigen keineswegs alle übereinstimmendes Verhalten. Bei einigen findet

ein Eindringen der Initialen des Theilungsgewebes nur im axialen Holz statt, bei anderen ist dieser Vorgang in höherem Grade auch im periaxialen Holz nachweisbar. Beide Modi der Entstehung des Theilungsgewebes können in ein und demselben Stamm miteinander combinirt auftreten und es ist oft schwierig, ja sogar unmöglich das an Ort und Stelle gebildete eigentliche Dilatationsparenchym von dem sog. Wuchergewebe (nach der Bezeichnung Warburg's) der Herkunft nach auseinander zu halten.

In Folgendem seien einige Beispiele dargestellt, welche die auftretenden Verschiedenheiten erläutern sollen.

I. Acanthaceen.

Zunächst sehe ich mich genöthigt auf Mendoncia auch in Bezug auf andere anatomische Verhältnisse etwas näher einzugehen, weil die diesbezüglichen Angaben von E. Gilg zum Theil irrige sind, und weil auch seine Angaben über die nahe verwandte Gattung Afromendoncia in einigen Punkten den thatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechen dürften. Ich glaube, dass das von Gilg benutzte trockene Stammmaterial für die Untersuchung der feineren anatomischen Structur unzureichend gewesen ist, da das periaxiale Holz dieser Lianen sehr parenchymreich und weich ist, also beim Trocknen stark schrumpft und Verschiebungen und Zerreissungen erleidet.

Der junge Stamm von Mendoncia Velloziana wächst anfangs regelmässig in die Dicke mit kreisförmigem normalem Hauptcambium. Die Protoxylemelemente werden dabei durch einen Ring von langgestreckten dickwandigen, oft gefächerten Holzfasern verbunden, der von wenigen einreihigen Markstrahlen radial durchsetzt wird.

Umschlossen von diesem axialen Holzring befindet sich das Mark, welches anfangs keine Besonderheiten aufweist, im Centrum aus weitlumigen Parenchymzellen mit kleinen Intercellularen, an der Peripherie aber aus kleineren Zellen ohne sichtbare Intercellularen besteht. Die Erstlingsgefässe sind mit einem Kranz kleinzelligen Parenchyms umgeben. Von einem Cambium in der

Markperipherie ist in dem untersuchten jüngeren Stämmchen von 2,5 mm Dicke noch keine Spur zu erkennen, wie Fig. 1, Taf. XX auf dem Querschnitt zeigt (*m* Mark, *x* axiales Holz). Aber in etwas älteren Stadien, in einem 3,5 mm dicken, an den Knoten 5 mm im Durchmesser aufweisenden Stamm tritt die Bildung des Cambiums ein, und zwar zeigen sich besonders in den Knoten, aber auch in den Internodien zunächst in der Umgebung der in das Mark vorspringenden primären Gefässgruppen in den äusseren Zellen des Markes die ersten Theilungen, wie ich es in Fig. 170, Taf. XII meiner Lianenanatomie dargestellt habe. Es werden anfangs also nur einzelne schmale Längsstreifen vom Cambium erzeugt, die sich nun bald seitlich zu breiteren Streifen vereinigen. Das Mark ist bis unmittelbar an die Erstlingsgefässe und den axialen Holzring gänzlich unverholzt. Phloroglucin-Salzsäure bewirkt eine scharf abgesetzte Rothfärbung des axialen Holzringes und lässt das Mark ganz ungefärbt.

Gilg sagt nun (l. c., p. 360): „Ein Querschnitt durch einen jungen Stengel zeigt an der Grenze von Mark und Holz deutlich den Cambialstreifen oder Cambialring, wie dies Schenck angiebt und abbildet. Geht man nun aber successive auf jüngere Stadien zurück, so findet man immer deutlich denselben Cambiumring. Und selbst auf Schnitten kurz unterhalb des Vegetationspunktes lässt sich derselbe nachweisen. Es unterliegt also keinem Zweifel, dass dieses markständige Cambium keine secundäre sondern eine primäre Bildung ist, d. h., dass es sich nicht aus den fertigen Markzellen heraus entwickelt hat, sondern sich ganz wie das Cambium an der Aussenseite des Holzringes vom Meristem der Vegetationsspitze herleitet. Längere Zeit hindurch verhält sich dasselbe beinahe latent und geht nur wenige Theilungen ein, erst wenn der Centralholzring schon etwa 5—8 Zelllagen stark ist, werden seine Theilungen lebhafter und tritt die cambiale Natur derselben schärfer hervor." Diese Angaben entsprechen nicht meinem Befund an Alkoholmaterial und muss ich annehmen, dass Gilg vielleicht in Folge der schlechten Erhaltung seines trockenen Materials keine deutlichen Bilder von der Markperipherie gewonnen hat. Möglich ist, dass in dem einen Stamm das Cambium sich etwas früher bildet wie in dem anderen, aber dass es sich bis zum Vegetationspunkt zurückverfolgen lässt, muss ich entschieden bestreiten.

Der axiale Holzring erreicht in einigen der untersuchten Stämme eine Dicke von nur etwa 4—5 Holzfaserlagen (vgl. Fig. 3 *ax*, Taf. XX, welche dem in Fig. 2 dargestellten bereits zerklüfteten Stamm entnommen ist), in anderen Stämmen betrug sein Durchmesser über das doppelte dieser Dicke. Das an den axialen Holzring angelagerte periaxiale Holz beginnt häufig mit einer oder zwei Lagen etwas dünnwandigen Holzparenchyms, häufig auch ohne dieses und ist anfangs dicht gefügt, seine Gefässe werden nach aussen zu rasch weiter. Die Gefässe befinden sich im axialen und periaxialen Holz nach vier Seiten hin hauptsächlich angeordnet, und zwischen denselben, in die vier Blattorthostichen fallend, ist der Holzring sehr arm an oder frei von Gefässen (vergl. Fig. 165, Taf. XII meiner Lianenanatomie). An diesen vier gefässfreien Stellen stellt nun das Aussencambium seine holzbildende Thätigkeit sehr bald ein, so dass vier in das Holz einspringende Weichbastfurchen zu Stande kommen. Dieselben können bis auf das axiale Holz eingreifen. Das Cambium lagert am Grunde der Furchen ein mehrschichtiges Gewebe von zartwandigen unverholzten Holzparenchymzellen ab, die in regelmässigen radialen Reihen unmittelbar die radialen Reihen des axialen Holzes fortsetzen.

Die ersten Stadien der Sprengung des Holzringes fehlen mir, indessen lassen sich die Vorgänge im Wesentlichen aus den älteren Stadien ablesen.

Der Stamm der Fig. 2, Taf. XX (entsprechend Fig. 166, Taf. XII meiner Lianenanatomie) misst ca. 6 mm Dicke und zeigte bereits die Zerklüftung des Holzkörpers in vier Stränge periaxialen Holzes mit den innen anhaftenden, dunkel bezeichneten vier Ringstücken des axialen Holzes, zugleich im Anschluss an die letzteren vier an der Markperipherie aus den dort secundär entstandenen Cambiumstreifen neugebildete Holzstränge. Die Zerklüftung vollzog sich durch die vier gefässlosen Stellen des Holzringes hindurch, also durch die einspringenden Weichbastfurchen.

Fig. 3, Taf. XX stellt nun aus diesem Stamm eines der vier axialen Ringstücke (*ax*) dar mit einem Theil des anstossenden periaxialen Holzes (*px*) und dem innen angrenzenden markständigen Holzkörper (*mx*). Der letztere ist getrennt von dem

axialen Ringstück durch eine breite Zone cambialen Gewebes, dessen regelmässige radiale Zellreihen sich continuirlich in diejenigen des markständigen Holzkörpers fortsetzen und durch diesen sich auch in die ihn markwärts umziehende Cambium- und Phloëmzone verfolgen lassen. Ferner ist in der Figur dargestellt, wie die cambialen Zellreihen an der Innengrenze des axialen Holzes in den dort liegenden peripherischen Markzellen endigen, so dass man in diesem Stadium noch deutlich die Initialen erkennen kann, durch deren Theilung die ganzen Neubildungen im Marke eingeleitet wurden. Das abgebildete axiale Ringstück zeigt links (bei ax_1) eine von ihm losgesprengte kleine Gruppe von axialen Holzelementen. Solche losgesprengte kleinere Stränge findet man häufig auch bei anderen Lianen mit zerklüftetem Holzring in der Nähe der grösseren Holzsegmente. Weiter links liegen in dem dünnwandigen Parenchym zerstreute, zum secundär gebildeten Weichbast gehörige Sklereïden.

An den vier gefässfreien Stellen des axialen Holzes, durch welche die Zerklüftung ging, ist in dem Stamm der Fig. 3 an das axiale nach aussen kein periaxiales Holz angelagert, es findet sich hier vielmehr ein dünnwandiges, unverholztes, kleine Intercellularen führendes Parenchym von derselben Beschaffenheit, wie es weiterhin in grosser Menge in Form tangentialer Binden und Streifen im secundären Holz vorgefunden wird. Dieses unverholzte Holzparenchym ist keineswegs vom Hauptcambium aus activ vorgedrungen, sondern regelmässig nach innen zugleich mit den benachbarten periaxialen Holzelementen abgelagert, denn es erscheint durchaus regelmässig in radialen Reihen angeordnet, die sich nach innen direct in die Reihen des axialen Holzes fortsetzen und nach aussen zum Theil in die Reihen des periaxialen Holzes, zum Theil — nämlich nach der Mitte der Furchen zu, in die radialen Reihen der Ploëmzone verfolgen lassen.

Wie vollzieht sich nun hier die Zerklüftung? Findet ein Eindringen der Dilatationsinitialen statt oder entsteht das Dilatationsparenchym an Ort und Stelle? Beides findet sich hier miteinander combinirt vor.

Zunächst ist zu bemerken, dass das gesammte neugebildete Gewebe, welches durch eine kreisförmige, die Innenränder der vier axialen Ringstücke umfassende Linie eingeschlossen wird,

unzweifelhaft aus dem Mark hervorgeht, dessen peripherische, nur sehr schwach verdickte, unverholzte und lebenden Inhalt führende Zellen an den vier Zerklüftungsstellen in tangentialer Richtung sich theilten und streckten. Bei aufmerksamer Betrachtung zahlreicher Querschnitte habe ich keinerlei Anzeichen gefunden, dass die Dilatationszellen etwa von aussen eingedrungen wären, vielmehr kann man die tangentialen Zellreihen deutlich bis zu den Innenwinkeln der axialen Ringstücke verfolgen und ebenso, wie z. B. die Producte eines Phellogens, auf ihre Initialen zurückführen, die sich durch ihren Verband mit den benachbarten unveränderten Markzellen als zum Mark gehörig ausweisen.

Das Gleiche gilt nun auch von dem Dilatationsgewebe, welches zunächst ausserhalb einer kreisförmigen, die Aussengrenzen, der axialen Holzringstücke verbindenden Linie liegt und welches aus den dünnwandigen Holzparenchymzellen am Grunde der Furchen sich unzweifelhaft ableitet. Das weiter auswärts in den Furchen gelegene Hauptcambium, sowie auch die mittlere Parthie des Furchenweichbastes betheiligen sich ebenfalls an der Streckung und Theilung in tangentialer Richtung, es findet hier nirgends ein Vordringen von Cambiumzellen nach innen zu statt. Die nachträgliche Theilung des im Grunde der Furchen gelegenen Parenchyms kann sich leicht vollziehen, da die Zellen alle dünnwandig, unverholzt sind und lebenden Inhalt führen.

Anders verhält es sich nun mit dem schmalen Ringstreifen von Dilatationsgewebe, welches von den beiden oben bezeichneten Linien eingeschlossen verläuft, also die axialen Ringstücke in tangentialer Richtung verbindet. In Fig. 3, Taf. XX sind dies nur ca. 2—3 tangentiale Zellreihen entsprechend dem geringen Durchmesser des axialen Holzes, die betreffenden Zellen sind mit *xxx* bezeichnet. Diese Zellreihen sind zurückzuführen auf eine radiale Reihe von Dilatationsinitialen, welche zwischen je zwei radiale Reihen von axialen Holzelementen gelagert waren und sich nun tangential streckten und theilten. Ob diese Initialen eingedrungen sind, sei es von der Markperipherie oder von dem dünnwandigen Parenchym im Grunde der Furchen her oder ob sie an Ort und Stelle aus Markstrahlzellen des axialen Holzes hervorgingen, lässt sich ohne Weiteres aus dem fertigen Zustand nicht immer ohne Zweifel entscheiden. In

vielen Fällen giebt das Quer- und Längsschnittbild keinen sicheren Anhalt, doch habe ich andererseits auf zahlreichen Schnitten besonders aus noch älteren Stämmen, in denen die Zerklüftung der vier axialen Holzringstücke der Fig. 2 in zahlreiche kleinere Stücke vorgeschritten war, Bilder gewonnen, die denen von Warburg für seine Bauhinia gezeichneten (l. c., p. 434, 437) im Wesentlichen entsprechen, und die also deutlich für ein Eindringen der Dilatationsinitialen sprechen. Fig. 4, 5 Taf. XX und Fig. 9, Taf. XXI stellen solche Partien dar. Fig. 4 ist einem älteren Stamm entnommen, in welchem der axiale Holzring viel breiter als in dem Stamm der Fig. 2 u. 3 angelegt war, ein Unterschied der bei manchen Lianen in ähnlicher Weise wiederkehrt. Man darf wohl ohne Zweifel annehmen, dass hier die mit *xx* bezeichneten Zellen von aussen her keilförmig in einen radialen Riss des axialen Holzes vorgedrungen sind, zunächst in Form einer schmalen Zelle, die dann successive bei ihrer Verlängerung durch Querwände getheilt wurde. Die Zellen *xxx* können nicht aus einer Reihe axialer Holzelemente hervorgegangen sein, da sie in radialer Richtung viel länger sind als diese und zwischen zwei unveränderten Holzreihen keilförmig eingebettet liegen. Man könnte nur noch an ein thyllenartiges Auswachsen von Markstrahlzellen denken, um ihre Herkunft zu erklären, aber für einen solchen Vorgang habe ich hier keinerlei Anzeichen auffinden können. Ebenso sind die Zellen *yy* durch Theilung aus eingedrungenen Initialen hervorgegangen, während für die Zellen y_1 y_1, welche den innersten Theil des axialen Holzes durchsetzen, aus dem Querschnittsbild eine Einwanderung nicht ohne Weiteres gefolgert werden kann, wenn ich eine solche auch für wahrscheinlich halte. Dagegen ist für die Zellen *ppp* an der Aussengrenze des axialen Holzstückes eine Einwanderung von weiter aussen in keiner Weise anzunehmen, vielmehr spricht ihre ganze Anordnung dafür, dass sie aus hier schon vor der Zerklüftung vorhandenen dünnwandigen Holzparenchymzellen durch Streckung und Theilung hervorgegangen sind. Die kleine Gruppe von Holzfasern (*hf*) ist nicht etwa von den übrigen Holzfasern abgesprengt worden, sondern war schon vor der Dilatation von dünnwandigen Parenchymzellen umgeben, wie dies häufig an den noch unveränderten Innenwinkeln der in das

periaxiale Holz einspringenden Furchen bemerkt werden kann. Während die Zellen *xx* von den Parenchymzellen *pp* sich ableiten, ist für die Initialen der Zellen *yy* sowohl ein Vorgedrungensein von aussen als auch von innen her als möglich zu bezeichnen. Es lässt sich dies jetzt nicht mehr entscheiden, weil der Dilatationsstreifen den ganzen axialen Holzring durchsetzt.

Fig. 5, Taf. XX zeigt im Querschnitt ein kleines losgesprengtes Stück axialen Holzes (ax_1), welches von dem grösseren Ringstück *ax* durch die Dilatationszellen *xxx* getrennt erscheint. Auch hier lässt sich deutlich erkennen, dass die Initialen dieser letzteren Zellen eingedrungen sein müssen, und zwar wie es scheint von aussen und von innen her zugleich. Die Zellen *mm* sind aus den peripherischen Markzellen, *pp* aus den Parenchymzellen am Grunde der Furchen hervorgegangen. Bei der Durchreissung des axialen Holzes und dem Eindringen der Initialen sind links zwei Holzfasern losgelöst und in das Dilatationsparenchym eingebettet worden. Rechts befinden sich zwischen den Zellen *xx* und der anstossenden Holzfaserreihe sogar noch Intercellularspalten; im Allgemeinen aber legen sich die eindringenden Dilatationszellen fest mit ihrer dünnen unverholzten Membran an die Wandungen der unveränderten Holzelemente an. Das Loslösen von einzelnen Holzfasern oder Reihen von Holzfasern oder Markstrahlreihen ist nicht selten an den Rissflächen zu beobachten, und es zeigt dann der Längsschnitt dieselben in schrägem Verlauf theilweise oder sogar gänzlich losgelöst von der früheren Verbindung mitten in dem durch Theilung vermehrten Dilatationsparenchym liegen. So zeigt Fig. 7, Taf. XX eine bis auf das untere Ende losgerissene Markstrahlzelle in das Dilatationsparenchym hineinragend, und ganz ähnliche Bilder ergeben sich auch für Holzfasern.

Auch Fig. 9, Taf. XXI, welche der rechten Hälfte von Fig. 5 entspricht, zeigt deutlich, dass die Dilatationszellen *xx* aus eingedrungenen Initialen hervorgegangenen sind, und zwar wie es scheint vom Mark her, sie lassen sich auf die Zelle *xm* zurückführen, also auf eine peripherische Markzelle. Die Zellen *pp* und *mm* entsprechen wiederum den gleichnamigen Elementen der Fig. 4 und 5, sind also durch Theilung an Ort und Stelle hervorgegangen.

In anderen Fällen bieten die Querschnittsbilder (Längsschnitte sind im Allgemeinen weniger geeignet) keine sicheren Anhaltspunkte für die Entscheidung über die Herkunft des Dilatationsparenchyms im axialen Holzring. Es kommt öfter vor, dass an den Rissflächen der axialen Holzringstücke die Dilatationszellen in der Grösse des radialen Durchmessers und in der Anheftung ihrer Zellwände ganz den benachbarten Holzreihen entsprechen, doch ist nunmehr auch für diese Fälle wohl als sicher anzunehmen, dass ein Eindringen stattgefunden hat, wobei eben die eingedrungenen Zellen sich in sehr regelmässiger Weise mit den Holzelementen verbunden haben.

Wenn also thatsächlich ein Eindringen der Dilatationsinitialen in das axiale Holz statthat, so ist dasselbe doch im Vergleich zu der Gesammtmasse des neu gebildeten Gewebes örtlich sehr beschränkt und hat beispielsweise in dem zerklüfteten Stamm der Fig. 2 nur an vier Stellen (bei Absprengung von kleineren Stückchen axialen Holzes noch an einigen Stellen mehr) sich vollzogen, es mögen hier auf dem Querschnitt etwa ein Dutzend Zellen auf kurze Strecken sich zwischen die axialen Holzreihen eingeschoben haben. Jedenfalls kann man hier also nicht von einem directen Eindringen vom Hauptcambium aus sprechen, wie Gilg (p. 362) annimmt.

Die Zerklüftung des axialen Holzringes in vier ziemlich regelmässige Stücke stelle ich mir in folgender Weise vor: Das in der Markperipherie neu gebildete Cambium tritt in Thätigkeit und erzeugt die vier markständigen Holzbaststränge, welche das centrale Mark nach innen zu allmählich zusammendrängen, und schon sehr bald nach der Differenzirung ihrer ersten Elemente durch ihr weiteres Wachsthum eine tangentiale Spannung in den vier zwischenliegenden Längslinien und zugleich in radialer Richtung einen Druck nach aussen auf das axiale Holz ausüben müssen.

Folge dieser Spannung, welche als Reiz auf die lebendigen Zellen wirkt, würde sein, dass die dünnwandigen Markperipheriezellen zu Theilungen angeregt werden und sich strecken, dass zugleich ungefähr in der Mitte der vier schmalen unter den Weichbastfurchen gelegenen axialen Holzpartien je ein Längsriss entsteht, der nun durch Vorwölben und Eindringen der anstossenden, in Dilatation eintretenden Markperipheriezellen

ausgefüllt wird. Die tangentiale Spannung bewirkt ferner auch in dem im Grunde der Weichbastfurchen gelegenen zartwandigen Holzparenchym ebenfalls Theilung und Entstehung von Dilatationsparenchym, und auch von hier aus kann das letztere in die Risse des axialen Holzes vordringen und sich mit dem markbürtigen Gewebe verbinden. Werden nachträglich noch kleinere Stücke des axialen Holzes abgesprengt, so kann das Theilungsgewebe bald von aussen (Fig. 4), bald von innen her eindringen. Die Art des Eindringens der anfangs nur eine radiale Reihe bildenden Initialen erhellt am besten aus Fig. 4. Diese Zellen legen sich meist sehr dicht mit ihren Wandungen an die auseinandergeschobenen Holzelemente und entwickeln sich dann weiterhin durch Streckung in tangentialer Richtung und durch Theilung zu einem dünnwandigen Parenchym, das sich häufig durch weiteres Lumen der Zellen von dem an Ort und Stelle gebildeten Dilatationsparenchym deutlich abgrenzen lässt.

Der Anstoss zur Zerklüftung dürfte also im Wesentlichen durch die Neubildungen im Marke gegeben sein, welche als innere Wachsthumsreize wirken. Dass die Zerklüftung des axialen Holzes durch äussere Factoren, Torsionen oder starke Biegungen der Stämme zu Stande kommen, lässt sich nicht annehmen, da sie in so regelmässiger Weise sich vollzieht, wohl aber mögen solche Factoren von Einfluss sein auf den früheren oder späteren Eintritt der Anomalie.

Bei der von Gilg untersuchten Gattung Afromendoncia kommt ähnlich wie bei Mendoncia ebenfalls eine Sprengung des Holzes in vier Stränge zum Vorschein. Aeltere Stadien fehlen bislang und ist es möglich, dass auch hier an der Markperipherie später secundäre Holzkörper gebildet werden. Gilg giebt nun an (vergl. seine Fig. 1 u. 2, Taf. XVII l. c.), dass an der Innengrenze der vier axialen Holzringstücke in dem untersuchten zerklüfteten Stamm (p. 357) „mehr oder weniger breite Streifen eines typisch meristematischen Gewebes, welches in ausserordentlich lebhaftem Wachsthum begriffen zu sein scheint und sich von den Sprengungsstellen des Centralholzes her nach der Mitte der Centralholzwinkel hinzieht“, auftreten. Es sei leicht nachzuweisen (p. 359), dass dasselbe nicht an Ort und Stelle entstanden, sondern von den Leptomkeilen aus hierher ein-

gedrungen sei. Ich bezweifle nach Analogie mit **Mendoncia** die Richtigkeit dieser Angabe und glaube eher, dass dieses Meristem an Ort und Stelle aus den Markparenchymzellen nachträglich entsteht. Jedenfalls ist eine erneute Prüfung an Alkoholmaterial vorzunehmen. Möglicherweise leitet auch hier dieses Meristem durch seine Theilungen die Zerklüftung ein, vielleicht auch in Verbindung mit der erhöhten Production von Cribralgewebe seitens des Cambiums im Grunde der nach aussen zu enger werdenden Furchen, wodurch ebenfalls eine tangentiale Spannung herbeigeführt werden könnte.

In älteren Stämmen der **Mendoncia** werden die vier äusseren Holzstränge der Fig. 2 weiter zerklüftet, wobei auch die vier axialen Ringstücke in kleinere Stücken zerlegt werden. Auch die vier markständigen Holzbaststränge können, wenn sie eine gewisse Grösse erreicht haben, einzelne Stücke absprengen.

Die späteren Sprengungen des axialen Holzes vollziehen sich in derselben Weise wie oben dargestellt. Anders aber liegen die Verhältnisse im periaxialen Holz entsprechend seinem lockeren und weicheren Bau. Die periaxialen Holzmassen erhalten durch ungleichmässige Thätigkeit ihrer Cambien unregelmässige Conturen, tiefe Furchen, in die sich das Cambium mit der Phloëmzone bogenförmig hineinzieht. Diese Furchen sind am Grunde und an den Seiten innerhalb des eigentlichen Cambiums ausgefüllt mit radial gereihtem, dünnwandigem, unverholztem Holzparenchym, dessen Zellreihen in sehr regelmässiger Weise die Radialreihen der dickwandigen Holzelemente fortsetzen. Von diesem Parenchym erstrecken sich nun rechts und links breitere oder schmälere Zonen in das periaxiale Holz hinein (vergl. z. B. Fig. 3, Taf. XX *hp*). Auch wird solches dünnwandiges Parenchym an den Holzvorsprüngen in kleineren Massen überall zwischen die festen Holzpartien eingelagert, so dass das ganze Holz davon durchsetzt wird. Diese Parenchymbinden stehen häufig durch einige nur schwach verdickte Holzparenchymzellen oder auch direct mit den Belagzellen der grossen Gefässe und auch oft durch eine tangentiale Lage solcher Zellen untereinander in Verbindung. Dieses gesammte kleine Intercellularen führende dünnwandige Gewebe geht überall in regelmässigster Weise aus dem Cambium hervor, es wird in denselben radialen

Reihen wie die dickwandigen Holzelemente abgeschieden und ist in seiner Form, wie sich aus Längsschnitten ergiebt, Holzgewebe, welches keine Wandverdickungen ausgebildet hat. Es besteht im Wesentlichen aus dünnwandigen, langen, quergetheilten Faserzellen, also Holzparenchym, und auch die Markstrahlen lassen sich aus dem dickwandigen Holz deutlich durch das dünnwandige hindurch verfolgen. Aus Fig. 8, Taf. XX ist ersichtlich, in welcher Weise dieses Gewebe aus dem Cambium *c* hervorgegangen und eingelagert ist. Siebröhren kommen nirgends in diesem Gewebe vor. An keiner einzigen Stelle auf zahlreichen Schnitten durch periaxiales Holz lässt sich constatiren, dass dieses Gewebe etwa vom Cambium aus activ eingedrungen ist. Ich hebe dieses ganz besonders hervor, da Gilg in seiner Fig. 4 u. 5, Taf. XVII in dem periaxialen Holz von Afromendoncia offenbar dasselbe Gewebe, von dem Grunde der Weichbastfurchen ausgehend, abbildet, es in seiner Figurenerklärung als unregelmässig zickzackförmig eindringende Meristemkeile bezeichnet — und Warburg (l. c., p. 434) sich auf diesen Befund beruft. Gilg's Angaben im Text (p. 356), dass er in diesen Geweben obliterirte Siebröhren allerdings nicht mit voller Sicherheit constatirt habe, ferner, dass die Zellen dieser tangentialen Binden mehr weniger obliteriren und dass nun vordringendes Dilatationsgewebe das obliterirte Gewebe in diesen Parenchyminseln verdränge, muss ich auf Grund des Verhaltens der nahe verwandten Mendoncia als revisionsbedürftig erklären, zumal Gilg seine Untersuchung nur an trockenem Material angestellt hat. Dass Afromendoncia interxylären Weichbast erzeugt, halte ich zwar nicht für ausgeschlossen, ein Vordringen des Dilatationsgewebes aber in das dünnwandige Parenchym dürfte sicher nicht stattfinden. Bei Mendoncia kommt nirgends ein Obliteriren des letzteren vor.

Wohl aber lässt sich deutlich erkennen, dass gerade von diesem Gewebe aus die Zerklüftung des periaxialen Holzes ausgeht, indem es an Ort und Stelle sich zu strecken und theilen beginnt. Den Beginn der Dilatation konnte ich an zahlreichen Stellen beobachten; von einem activen Vordringen von dem Cambium aus ist hier nichts zu sehen. Die Parenchymbinden endigen nun öfters blind in dem Holze, stossen an ihren Enden

an dickwandige verholzte Elemente, wie in Fig. 8, Taf. XX links dargestellt. Schreitet die Dilatation in einer Binde bis zu deren Endigung fort, so muss von hier aus zu einer benachbarten Parenchymmasse die Zerklüftung durch das dickwandige Holz hindurchgehen, es sind dies aber stets nur kürzere Strecken. Sind dieselben von Holzfasern oder Tracheïden oder englumigen Gefässen eingenommen, so dürfte wohl die Zerklüftung durch Rissbildung und Eindringen von Dilatationsinitialen, die aus den am Risseingang befindlichen Parenchymzellen hervorgehen, stattfinden, also ebenso wie im axialen Holz. Häufig aber kommt es vor, dass die Zerklüftungslinie auf eines der grossen Gefässe zuläuft und sich durch die Belagzellen derselben dann seitwärts fortsetzt. In diesem Fall betheiligen sich die Belagzellen mit an der Bildung des Dilatationsparenchyms.

Fig. 6, Taf. XX stellt eine Randpartie periaxialen Holzes dar, in welches hinein in radialer Richtung ein Dilatationsstrahl verläuft. Die Streckung und Theilung der Zellen haben in dem dünnwandigen Holzparenchym p, das vom Cambium in oben geschilderter Weise abgelagert wurde, begonnen, bei p_1 finden wir ebenfalls eine Gruppe von in Theilung eintretenden eingelagerten (nicht eingewanderten) dünnwandigen Holzparenchymzellen. Für die Zellen $x x$ ist die Herkunft zweifelhaft. Ihre Initialen können von aussen her eingedrungen oder auch an Ort und Stelle durch Theilung von Markstrahl- oder Holzparenchymzellen entstanden sein. Für letzteres spricht die Thatsache, dass die Zellwände an den Ansatzstellen an die dickwandigen Holzelemente verdickt und wie gequollen erscheinen. Ich lasse die Entscheidung dahin gestellt.

Die Zellen $y y$ in Fig. 6 dürften wohl als eingedrungen zu bezeichnen sein. Dagegen sind die Zellen $z z$, in denen der Dilatationsstrahl endigt, auf die Belagzellen des grossen mit Thyllen erfüllten Gefässes zurückzuführen. Ich habe viele solche Fälle, wie sie Fig. 10 darstellt, zu Gesicht bekommen und das Auswachsen der Belagzellen constatiren können. So erscheint z. B. in Fig. 10, Taf. XXI die Belagzelle a auf der dem grossen Gefäss zugewandten Seite noch in ursprünglichem Verband, nach links aber dünnwandig vorgestreckt, und ebenso sind die Zellen $b b$ auf Belagzellen zurückzuführen. Dass die Belagzellen es selbst

sind, die in Streckung und Theilung eingehen, erkennt man klar, wenn man die Schnitte mit Phloroglucin-Salzsäure behandelt. Alle dickwandigen Elemente des periaxialen Holzes färben sich dunkelrosaroth, ungefärbt erscheinen nur das dünnwandige Holzparenchym, die Thyllen und das Dilatationsparenchym. Die Belagzellen der Gefässe sind in unverändertem Zustand ringsum verholzt. Wachsen sie zu Dilatationszellen aus (Fig. 6, *z*), so werden die gestreckten Theile ihrer Wandung nicht gefärbt, wohl aber die dem Gefässe noch anliegenden und ihre gegenüberliegenden Theile, sowie die keilförmig ausgezogenen, zum Gefäss senkrecht stehenden Ansatzstücke der Membran. Es geht also zunächst eine chemische und physikalische Aenderung der verholzten Membran, zumal an der Stelle, welche gedehnt wird, vor sich, die die Verholzung bewirkenden Stoffe verschwinden hier aus der Membran und dann vollzieht sich die Streckung. Die Wandungen der Belagzellen erscheinen überhaupt an solchen Orten wie *z z* in Fig. 6 etwas gequollen und im Alkoholmaterial etwas bräunlich gefärbt.

Das Auswachsen der Belagzellen geschieht oft etwas unregelmässig und kann an die Thyllenbildung erinnern. Auf Längsschnitten erhält man in Folge der unregelmässigen Gestalt der Belagzellen und der grossen Weite der Gefässe nicht leicht klare Bilder. Doch habe ich auf dünnen Schnitten öfters sicher constatiren können, dass die Belagzellen einseitig zu Dilatationsparenchym ausgewachsen waren.

Im periaxialen Holz von Mendoncia entsteht somit die Hauptmasse des Dilatationsparenchyms an Ort und Stelle und nur auf kurzen Verbindungsstrecken mögen die in Folge von Gewebespannungen auftretenden Risse im dickwandigen Holz durch unmittelbar aus der Nachbarschaft, aber nicht vom Aussencambium her eindringende Initialen ausgefüllt werden. Die beiden Modi der Entstehung des Dilatationsparenchyms sind also miteinander combinirt, die Hauptmasse entsteht an Ort und Stelle. Ich bin zu meiner früheren Ansicht, die in ihrer allgemeinen Fassung nicht richtig ist, gekommen durch die Betrachtung solcher Bilder wie Fig. 6, welche zunächst nur für die eine Bildungsweise des Dilatationsparenchyms zu sprechen scheinen.

Nach obigen Ausführungen kann ich den Schlusssätzen 2,

3, 6 und 7 von Gilg (l. c., p. 362) nicht zustimmen. Der
Streitpunkt, in welchem ich Gilg beipflichte, bezieht
Wesentlichen nur darauf, dass das im axialen Holz auf
Dilatationsparenchym aus eingedrungenen Initialen her
aber dieses Eindringen geschieht nicht, wie Gilg mein
eigentlichen Cambium aus, sondern entweder von der
peripherie oder von dem am Grunde der Phloëmfurcl
legenen dünnwandigen Holzparenchym oder von beiden
her zugleich. Dieses Eindringen ist mechanisch nur so 1
dass zunächst durch innere Gewebespannungen im axiale
ring eine schmale Kluft entsteht, in welche die Zelle
hineinwachsen; ein actives Vordringen von zartwandigen
in geschlossenes festes Holz ist hier ausgeschlossen; von L
vorgängen, wie sie z. B. bei dem Eindringen von Haustor
Loranthaceen in die Rinde der Nährbäume statt haben
sich nichts erkennen.

Eine ganz ähnliche Anomalie wie bei Mendoncia ist
dings von Roulet[1]) auch für einige wenige Thunbergia
(Th. armipotens, huillensis und rufescens) nachge
Auch bei diesen wird in der Markperipherie an vier St
ein Holzbaststrang aus nachträglich daselbst entste
Cambiumstreifen gebildet und der normale Holzring i
grössere Stücke zerklüftet. Die Bildung des Dilatation
chyms ist von Roulet nicht eingehender untersucht word

Endlich sei unter Hinweis auf die ausführliche Dars
Roulet's hervorgehoben, dass bei den Thunbergia-Art
interxylären Cribralzonen die letzteren vom Cambium aus
mässig nach innen zwischen die Holzlagen abgeschieden v
also in ganz derselben Weise entstehen wie das siebröhr
unverholzte Holzparenchym im periaxialen Holz von Mend

---

1) Ch. Roulet: 1. Résumé d'un travail d'anatomie comparée syst
du genre Thunbergia. Laboratoire de botanique de l'Université de Genève,
IIme fasc., Genève 1893, p. 376.

2. Recherches sur l'Anatomie comparée du genre Thunbergi
2me sér., Vme fasc., 1894, p. 298, Fig. 48 u. 49.

2. Caesalpiniaceen.

Gewisse rankende Arten von Bauhinia, wie z. B. B. Langsdorffiana Bong., zeichnen sich durch eine sehr weitgehende Zerklüftung des Holzkörpers aus (vergl. Taf. X meiner Lianenanatomie). Es ist vor Allem das periaxiale Holz, das bald nach seiner Anlage durch radiale und tangentiale Dilatationsstreifen in auf dem Querschnitt fächerförmig angeordnete Stranggruppen zerlegt wird. In einzelnen Stämmen erscheint auch das axiale Holz zersprengt (l. c., Taf. X, Fig. 132); in der Mehrzahl der Fälle aber bleibt es bei ein und derselben Art intact.

Das gesammte Dilatationsparenchym im periaxialen Holz entsteht an Ort und Stelle aus dünnwandigem, unverholztem Holzparenchym, welches durch die Cambiumthätigkeit in radialen markstrahlähnlichen und in tangentialen Streifen abgelagert wird und überall die Gefässgruppen und Holzfasergruppen trennt (l. c., Taf. X, Fig. 127*d*). Jedes Gefäss wird zunächst umgeben von etwas dickwandigerem Holzparenchym, dessen Wände mit Phloroglucin-Salzsäure sich roth färben, also verholzt sind; diese Belagzellen gehen allmählich durch schwächer verholzte und verdickte Zellen in das sich nicht roth färbende, zartwandige Parenchym über. An keiner einzigen Stelle habe ich im periaxialen Holz ein Eindringen von Dilatationsinitialen etwa vom Cambium aus oder vom bereits vorhandenen Dilatationsparenchym her constatiren können. Da das dünnwandige Parenchym das ganze Holz gleichmässig durchsetzt, so kann sich durch dessen Streckung und Theilung die Zerklüftung ohne Weiteres vollziehen. Die verschiedenen Stadien der Dilatation lassen sich leicht beobachten.

Anders liegen dagegen die Verhältnisse dort, wo Sprengungen des axialen Holzringes vorkommen. Von den in Fig. 132, 133 und 134, Taf. X der Lianenanatomie abgebildeten Stämmen steht mir Alkoholmaterial nur von der in der Serra dos Orgãos gesammelten Liane Fig. 134 zur Verfügung. Das betreffende Stammstück dieser Bauhinia zeigte an einem Ende noch intactes axiales Holz, am anderen Ende war an einer Stelle ein Stück herausgesprengt, wie in der Fig. 134 dargestellt. Auf tieferen Schnitten zeigten sich an der betreffenden Stelle neben den grösseren auch noch einige kleinere Stückchen losgesprengt.

Das Mark war an der gesprengten Stelle in seiner Peripherie entsprechend dilatirt.

Ich habe nun hier ganz ähnliche Bilder erhalten wie Warburg's Fig. 2 (p. 434 l. c.) und stehe nicht an, mich seiner Auffassung anzuschliessen, dass die Initialen der Dilatationsstreifen und Keile im axialen Holz nicht in loco gebildet, sondern in Risse eingedrungen sind und nun durch ihre Theilung und Streckung in tangentialer Richtung die Ringstücke weiter auseinander getrieben haben.

Dagegen befinde ich mich im Widerspruche zu Warburg bezüglich des Verhaltens des Markes und des Ausgangspunktes der in das axiale Holz eindringenden Dilatationsinitialen.

Nach Warburg (l. c., p. 435) soll bei Bauhinia das unregelmässige, neugebildete Parenchym von der Rinde aus beiderseits in's Centralholz (= axiales Holz) vordringen, sich im Mark je nach dem Widerstand in verschiedener Weise ausbreiten, die alten Markzellen überall verschiebend und inselartig einschliessend, und schliesslich auch von dort wieder keilförmig in anderen Richtungen in das Centralholz hineinwachsen. Das trifft für den von mir untersuchten Stamm nicht zu.

Das auf dem Querschnitt kreuzförmig gestaltete Mark desselben besteht aus nur schwach verdickten, getüpfelten Zellen, die an der Peripherie in der Umgebung des Protoxylems und an der Grenze des axialen Holzringes nur etwas kleiner sind. Relativ wenige weitlumigere und etwas stärker verdickte Zellen liegen besonders nach der Mitte zu im Marke zerstreut, sie färben sich mit Phloroglucin-Salzsäure schwach rosa, sind also etwas verholzt, während im Uebrigen das Mark keine Spur von irgend welcher Rothfärbung aufweist und sich darin scharf von dem axialen Holz absetzt. Das periaxiale Holz erscheint ebenfalls scharf abgesetzt gegen das axiale Holz (in ähnlicher Weise wie Fig. 127*d*, Taf. X von Bauhinia Langsdorffiana in meiner Lianenanatomie zeigt); es beginnt mit tangentialen Streifen von dünnwandigem, unverholztem Holzparenchym.

Ich habe nun in gleicher Weise wie bei Mendoncia auch hier constatiren können, dass an den Stellen, wo der axiale Holzring durch radiale Streifen von Dilatationsparenchym gesprengt erschien, die innen anstossenden peripherischen Mark-

zellen und das aussen vorhandene dünnwandige Holzparenchym des periaxialen Holzes in Dilatation an Ort und Stelle eingetreten waren. Das Dilatationsparenchym ist mehr oder weniger regelmässig in Reihen angeordnet, entsprechend den Spannungsrichtungen, nach denen die gesprengten Theile auseinandergeschoben wurden, und diese Zellreihen lassen sich auf ihre Initialen bis zu dem unveränderten anstossenden Gewebe derartig verfolgen und die Initialen stehen in einem solchen Verband mit dem letzteren, dass kein Zweifel über die stattgehabten Vorgänge übrig bleibt.

Fig. 11, Taf. XXI stellt eine kleine Markpartie dar, die Zellen *pm* liegen in der Markperipherie und sind unverändert geblieben, während die Zellen *dm* dagegen dem Dilatationsparenchymstreifen angehören und daher in Reihen stehen. Vereinzelte dickwandige Zellen unter *pm* finden sich eingesprengt zwischen dünnwandigen, wie oben schon erwähnt, bereits in dem noch unveränderten Mark, wie der Vergleich mit den nicht in Dilatation eingetretenen Markpartien lehrt. Die dickwandigen Zellen sind hier also nicht etwa durch nachträglich eingedrungene dünnwandige Zellen auseinander gesprengt, wie es Warburg (l. c., p. 433, Fig. 1) für das Mark seiner Bauhinia gefunden hat.

Neben den zwei breiten Dilatationsstrahlen, welche das ganze axiale Holz durchsetzen, finden sich an dem untersuchten Stamm hier und da in der Nachbarschaft auch Dilatationskeile vor, die entweder von der Markperipherie oder von dem periaxialen dünnwandigen Holzparenchym eine Strecke weit in das axiale Holz vordringen und uns zeigen, dass von beiden Seiten her das Eindringen von Dilatationsinitialen geschehen kann.

Ob nun die Initialen der breiten, das ganze axiale Holz durchsetzenden Radialstreifen ursprünglich von aussen oder von innen auf Rissen eingedrungen sind oder gleichzeitig von beiden Seiten her, lässt sich an dem fertigen Stadium nicht mehr entscheiden. Da aber bei Bauhinia im Gegensatz zu Mendoncia die Zerklüftung des axialen Holzes mehr als eine zufällige, nicht constante Erscheinung auftritt, so dürfte es wahrscheinlich sein, dass sie durch äussere Einwirkung, starke Torsionen oder Biegungen des Stammes zu Stande kommt, sei es nun, dass im axialen Holz direct auf diese Weise Risse entstehen, in die nun von

beiden Seiten oder von der einen Seite her die anstossenden theilungsfähigen Parenchymzellen hineinwachsen, sei es, dass zunächst nur innere Spannungen hervorgerufen werden, die local als Reiz auf die an das axiale Holz unmittelbar anstossenden Parenchymlagen wirken und sie zur Streckung und Theilung veranlassen, und dass erst durch den von dem neugebildeten Gewebe ausgeübten Zug die Risse sich einstellen, in welche aussen anstossende Zellen thyllenartig hineinwachsen (vergl. Warburg's Fig. 3, p. 437 l. c.). Gelangt so die Initialreihe bis an die Markperipherie, so dringt sie hier nicht weiter vor, weil die peripherischen Markzellen dem ausgeübten Zug durch eigene Theilung folgen. Die Rissbildung im axialen Holz ist nicht immer eine glatte, oft ist das Bild noch viel unregelmässiger, als der von Warburg dargestellte Fall (l. c., Fig. 2, p. 434) aufweist. So können auch einzelne oder kleine Gruppen von Holzfasern aus einer radialen Reihe herausgerissen und in das sich theilende Dilatationsparenchym eingesprengt werden. Die Zellen des letzteren schmiegen sich dicht in alle Buchten der Seitenwände des Risses ein. Ihre Wandung erscheint dann häufig an den Berührungsstellen, besonders in den Ecken etwas gequollen und mit der Membran der Holzelemente verwachsen, so dass man leicht auf die Vorstellung kommen kann, dass sie an Ort und Stelle aus Markstrahlzellen entstanden seien. Ich habe auf einzelnen Schnitten Bilder gewonnen, an Stellen, wo die Dilatationszellen an einem Gefäss vorbeigingen, die es mir wahrscheinlich machen, dass wenigstens die an letztere anstossenden Markstrahlzellen, wenn auch nicht immer, doch auch zu Dilatationszellen auswachsen können. Es bedarf dieser Punkt noch erneuter Prüfung an günstigerem Material.

Bei der untersuchten Art dringt das Dilatationsparenchym also nicht, wie Warburg für Bauhinia angiebt, von der Rinde her vor und breitet sich auch nicht activ vordringend im Mark aus. Ich habe nun auch noch andere Bauhiniastämme (von B. Langsdorffiana) mit nicht zerklüftetem, axialem Holz auf die Beschaffenheit des Markes untersucht und fand, dass dasselbe entweder ganz dünnwandig und unverholzt ist, oder nur im Centrum und der Mitte der Kreuzarme Gruppen von etwas stärker verdickten, verholzten Elementen aufweist, also einer

etwaigen Theilung der Zellen, wenigstens an der Peripherie, nichts im Wege gestanden haben würde.

Warburg behauptet nun für seine untersuchte Bauhinia, die sich durch sehr stark verdickte Steinzellen im Mark auszeichnet, dass das Dilatationsparenchym sich zwischen denselben ausgebreitet und sie dadurch auseinander gesprengt habe (l. c., Fig. 1, p. 433). Ich will die Möglichkeit und die Deutung dieses Verhaltens nicht bestreiten, jedoch halte ich es für nöthig, die Beschaffenheit der peripherischen Markzellen bei dieser Bauhinia nochmals zu untersuchen, da dieselben eventuell unverholzt und noch theilungsfähig sein können. Auch könnten solche Steinzellen schon im unveränderten Marke ringsum von dünnwandigen Markzellen umgeben sein (entsprechend meiner Fig. 11, Taf. XXI), und so ist in Stämmen mit gesprengtem Mark nicht immer ohne Weiteres zu entscheiden, ob wir es mit eingedrungenen Zellen zu thun haben oder nicht. Dazu kommt noch, dass auch verholzte, nicht zu stark verdickte Markzellen unter Umständen auch noch nachträglich wieder in Theilung treten können, wie ich wenigstens bei Malpighiaceen (s. unten) gefunden habe.

Jedenfalls ist zu beachten, dass von dem Verhalten von nur einer Art nicht auf das der ganzen Gattung geschlossen werden darf.

3. Convolvulaceen.

Unter den brasilischen Convolvulaceen-Lianen zeichnet sich Ipomoea umbellata ausser durch wiederholte Bildung von Holzbastringen aus dem Pericykel auch durch nachträgliche Zerklüftung im Stamm aus, welche im Centrum beginnt, zuerst den axialen Holzring und das diesen umgebende, zuerst gebildete periaxiale Holz ergreift, sodann aber auch nach aussen fortschreitend in den neugebildeten Holzbastzonen auf radialen Streifen sich vollzieht (vergl. Taf. X, Fig. 139 und p. 209 meiner Lianenanatomie).

Die Sprengung des axialen Holzringes, welcher sich aus radialen Reihen von Gefässen und Tracheïden nebst ein bis zweischichtigen Markstrahlen sehr regelmässig zusammensetzt,

vollzieht sich in der nämlichen Weise wie oben für Mendoncia dargestellt ist. Die Zerklüftung tritt erst in mehrjährigen Stämmen auf. So zeigt der in Fig. 139*b*, Taf. X, (Lianenanatomie) abgebildete Stamm das axiale Holz erst an einer Stelle von Dilatationsstreifen durchzogen.

Bei Behandlung von Schnitten mit Phloroglucin-Salzsäure färbt sich das ganze axiale Holz schön roth und erscheint scharf abgesetzt gegen das unverholzte, sich nicht färbende dünnwandige Mark, dessen peripherische Zellen theilungsfähig sind. Nicht allein entsteht aus ihnen das Cambium für die weitere Verdickung der Cribraltheile an der Markperipherie, sondern auch das Dilatationsparenchym, das sich an die das axiale Holz durchsetzenden Dilatationsstreifen ansetzt, geht unmittelbar durch Streckung und Theilung aus ihnen hervor. Auch die Aussenlinie des axialen Holzes ist fast auf dem gangen Umkreis scharf gegen das periaxiale Holz abgesetzt, da letzteres zunächst mit einigen Lagen dünnwandigen unverholzten Holzparenchyms beginnt, dessen Zellreihen direkt die Reihen des axialen Holzes fortsetzen, an Ort und Stelle von dem Cambium abgelagert und dann von dem lockeren mit grossen Gefässen versehenen periaxialen Holz überdeckt wurden. Auch diese Zellen sind theilungsfähig und liefern das an der Aussenseite des den axialen Holzring durchziehenden Sprengungsstreifens befindliche Dilatationsparenchym.

Dagegen muss ich für den letzteren Streifen zugeben, dass er aus eingedrungenen Initialen durch Streckung, Theilung in tangentialer Richtung hervorgegangen ist. Ob diese Initialen von dem oben genannten dünnwandigen periaxialen Holzparenchym oder vom Marke her eingedrungen sind, liess sich ohne Weiteres aus dem zur Verfügung stehenden Material nicht ablesen, doch liegt die Annahme am nächsten, dass die Sprengung vom Marke aus vor sich geht, da an dessen Peripherie die markständigen Cribralmassen eine sehr bedeutende secundäre Verdickung erfahren und hierdurch ein Druck auf das axiale Holz ausgeübt werden dürfte, der zu einer Rissbildung an der schwächsten Stelle führt, nämlich da, wo am wenigsten periaxiales Holz angelagert ist oder wo dessen feste Elemente nicht in unmittelbarem Contact mit dem axialen Holz stehen. Von der Markperipherie wachsen

dann die sich streckenden peripherischen Zellen als Dilatationsinitialen in den Längsriss hinein, erweitern durch Streckung und Theilung keilförmig den Riss, bis das dünnwandige periaxiale Parenchym erreicht ist, das nun seinerseits in Dilatation mit eintritt. Ausgeschlossen ist es natürlich nicht, dass auch der Process umgekehrt vom periaxialen Holz aus sich vollziehen könnte, doch würde dann schwer verständlich sein, woher die Kraft genommen wird, um den festen axialen Holzcylinder aufzureissen.

Fig. 12, Taf. XXI erläutert die Dilatation an der Aussengrenze des axialen Holzes *a x*. Die Zellen *x x x* bilden die rechte äussere Ecke eines dasselbe durchsetzenden Dilatationsstrahles und sind auf Theilung einer eingedrungenen Initialreihe zurückzuführen, *p x* bezeichnet das periaxiale Holz, beginnend mit mehreren Lagen unverholzten Parenchyms *p*. Aus der Zeichnung ist zu erkennen, wie bei *d p* dieses Parenchym schief nach links oben sich gestreckt und getheilt hat und dadurch die Gruppe fester Holzelemente h_2 von der Holzgruppe h_3 unter gleichzeitiger Dilatation des Markstrahls dm_2 fortgeschoben ist. Von der Holzgruppe h_2 lassen sich durch das getheilte Parenchym *d p* noch deutlich die radialen Reihen bis zum axialen Holz verfolgen. Ebenso ist Holzgruppe h_1 von h_2 durch Dilatation von Markstrahl dm_1 entfernt worden.

In älteren Stämmen (Fig. 139*d*, Taf. X, Lianenanatomie) erscheint der axiale Holzring in derselben Weise in eine grössere Anzahl von Stücken weiter zerklüftet und auch in den successiven Holzbastzonen macht sich von innen nach aussen fortschreitend eine Zerklüftung bemerkbar und zwar auf radialen Streifen. Das Holz dieser Zone hat periaxialen Charakter, ist locker gebaut, mit grossen Gefässen versehen und schon bei seiner Ablagerung aus dem Cambium neben den schmaleren verholzten Markstrahlen gewöhnlicher Art auch von zahlreichen breiteren, aus unverholzten dünnwandigen Zellen bestehenden Markstrahlen durchsetzt, in denen nun sich leicht die weiteren Dilatationen abspielen können, ohne dass ein Eindringen stattfindet. Indessen kommt es auch im periaxialen Holz hier und da vor, dass ein Dilatationsstrahl in weiterem Verlauf eine kurze Strecke hindurch geschlossenes dickwandiges Holz zu durchsetzen hat und kann

dann auch hier ein Eindringen statthaben. Beide Modi der Entstehung des neuen Theilungsgewebes combiniren sich so im periaxialen Holz miteinander, die Entstehung an Ort und Stelle aus dünnwandigem Markstrahlgewebe aber überwiegt bei weitem. Dass unter Umständen die etwas verdickten und verholzten Belagzellen der Gefässe, sowie auch verholzte Markstrahlzellen sich mit an der Bildung der Dilatationszellen betheiligen, halte ich für sehr wahrscheinlich, doch konnte ich aus den Schnitten keine absolut sichere Deutung gewinnen.

4. Bignoniaceen.

Nur wenige Bignonieen zeichnen sich neben der Furchen- und Treppenbildung im Holzkörper durch nachträgliche Zerklüftung aus, die im Grunde der vier tiefsten, also zuerst gebildeten Furchen beginnt. Die hier befindlichen Cambiumstreifen dürften in Folge fortgesetzter Abscheidung neuer Cribralelemente in die Furche hinein, die Veranlassung zur Sprengung des axialen Holzringes auf vier Strahlen geben. Von diesen vier Strahlen aus zieht sich dann die Zerklüftung in das Mark hinein, so dass also zunächst der Holzkörper in vier Hauptsegmente, jedes mit einem Stück Mark an der Innengrenze zerfällt. Die vier Hauptsegmente wachsen an der Peripherie unter Furchen- und Stufenbildung weiter, und von innen beginnt dann deren weitere Zerklüftung. (vergl. Taf. XII, Fig. 161—164, Lianenanatomie).

a) Zunächst sei das Verhalten der in Fig. 162 daselbst abgebildeten Stämme von der als Bignonia catharinensis vorläufig bezeichneten Art besprochen. Der Freundlichkeit von Prof. Schumann verdanke ich neuerdings die richtige Bestimmung dieser Liane als Macfadyena mollis (Sond.) K. Sch.

Der axiale Holzring ist hier sehr schmal, die vier Hauptfurchen mit ihren Cambiumstreifen im Grunde gehen bis unmittelbar an dasselbe heran. Behandelt man den Querschnitt eines jungen noch nicht gesprengten und die erste Andeutung der Furchen zeigenden Stammes mit Phloroglucin-Salzsäure, so ergiebt sich, dass von dem Mark, dessen Zellen alle nur schwach

verdickt sind, der grössere innere Theil, aus weitlumigen Zellen bestehend, unverholzt ist. Die etwas kleinzelligeren peripherischen Markzellen, die sich nicht scharf gegen das axiale Holz absetzen, sind dagegen in einer Schicht von 4—5 Zelllagen schwach verholzt, mit Ausnahme der Gruppen dünnwandiger kleiner Zellen, welche die Erstlingsgefässe umgeben und welche in den Ring der schwach verholzten Markzellen eingeschlossen, nach innen gegen das unverholzte Mark durch 2—3 Lagen solcher Zellen getrennt sind.

Die Zerklüftung des axialen Holzringes geht von dem Grunde der Furchen aus, indem die hier befindlichen cambialen Zellen sich theilen und in Form eines radialen Keils in das eingerissene axiale Holz vordringen und auch die schmale Zone der verholzten Markperipheriezellen durchsetzen, bis sie an die unverholzten inneren Markzellen gelangen. Diese Zellen aber betheiligen sich unzweifelhaft selbst an der Dilatation und setzen den Dilatationsstreifen bis zu den entgegengesetzten Sprengungsstellen fort. Fig. 13, Taf. XXI zeigt den Vorgang der Theilung und Streckung dieser etwas verdickten, sparsam stärkeführenden Zellen, welche einseitig auswachsen und dabei oder schon vorher Theilungen eingehen. Man sieht z. B. die Mutterzellen von *aa*, *bb* links noch mit ihrer verdickten Membran in dem früheren Verband mit den links anstossenden unveränderten oder schon einmal getheilten Markzellen; nach rechts setzen sich dagegen die dünnwandigen Tochterzellen in langen Reihen als Dilatationsparenchym fort. Trifft der Dilatationsstrahl vom Furchencambium durch das axiale Holz fortschreitend auf eine Protoxylemgruppe, so betheiligen sich die hier befindlichen unverholzten kleinzelligen Parenchymzellen ebenfalls an der Theilung. Die peripherischen verholzten Zellen dagegen scheinen nicht mehr theilungsfähig zu sein, freilich lassen an vielen Stellen die Schnitte keine sichere Entscheidung zu.

Bei der weiteren Zerklüftung der vier Hauptholzsegmente kommen die beiden Modi der Entstehung des Dilatationsparenchyms vor. Wenn von den inneren Theilen desselben kleine Stücke losgesprengt werden und die Dilatationsstreifen auf kurzen Strecken durch fest zusammenschliessendes Holz vorschreiten müssen, so findet Eindringen auf den Rissen statt. Aber

es werden auch bei der weiteren Verdickung der Segmente besonders an den Stufen auf den Seitenwänden der Furchen radiale und tangentiale zusammenhängende Streifen von dünnwandigem unverholzten Parenchym vom Cambium aus abgelagert, auf denen sich nun leicht die Dilatation an Ort und Stelle vollziehen kann. Auch werden solche Streifen hier und da in das Holz eingelagert und endigen dann zuweilen blind zwischen festen verdickten Holzelementen. Beginnt von einer Furche aus auf solchem einspringenden dünnwandigen Parenchym die Dilatation durch directe Theilung, und greift die Zerklüftung dann tiefer ein bis zu einer benachbarten Furche, wo wieder theilungsfähiges Parenchym an Ort und Stelle sich befindet, so entsteht die Verbindungsbrücke durch das feste Holz durch Eindringen. Es sind aber immer nur kleinere Strecken, die so zurückgelegt werden. Auf manchen Schnitten habe ich übrigens Bilder gewonnen, die entschieden für eine Mitbetheiligung auch von verholzten Markstrahlzellen oder Belagzellen von Gefässen, wie es ja auch bei Mendoncia statthat, sprechen. Für eine Mitbetheiligung von gefächerten Holzfasern habe ich keine sicheren Anhaltspunkte gefunden. Fig. 162*d—f*, Taf. XII in der Lianenanatomie glaube ich nunmehr so erklären zu müssen, dass das Dilatationsparenchym hier grösstentheils aus schon im Holz vorhandenem dünnwandigem Parenchym durch Theilung hervorgegangen ist, bei Fig. 162*c* ist die Entscheidung zweifelhaft.

b) Bei einer von Rio stammenden anderen Macfadyena-Art, nach Schumann wahrscheinlich M. dentata K. Sch. (vgl. Fig. 164, Taf. XII, Lianenanatomie), vollzieht sich die Zerklüftung des Holzes in ähnlicher Weise wie bei voriger Art, etwas abweichend aber verhält sich das Mark. Dasselbe besteht aus etwas verdickten getüpfelten Zellen, welche mit Phloroglucin und Salzsäure schwache aber deutliche Rothfärbung zeigen mit Ausnahme der auch hier unverholzten kleineren Zellen in der Umgebung der Erstlingsgefässe. Der jüngere Stamm (l. c., Fig. 164*a*) zeigte nun an einer Stelle der Markperipherie ein mehrschichtiges Dilatationsparenchym und war dasselbe hier nachträglich verdickt und verholzt worden, so dass es ungefähr dieselbe Beschaffenheit wie das anstossende unveränderte Mark gewonnen hatte. Unverholztes dünnwandiges Dilatationsparenchym war also in diesem Stamm nicht mehr

vorhanden. Es liess sich nicht mit Sicherheit constatiren, ob die Dilatations-Initialen eingedrungen oder aus den Markzellen entstanden waren. In der Umgebung der Protoxylemelemente macht das Dilatationsgewebe durchaus den Eindruck der Entstehung an Ort und Stelle, an den übrigen Stellen mochte es eingedrungen sein.

In dem älteren Stamme (l. c., Fig. 154 *b,c*) erschien das Mark durchsetzt von zwei neugebildeten breiten, aus unverholzten dünnwandigen Zellen bestehende Dilatationsstreifen, die aber an mehreren Stellen von den unveränderten Markpartien durch früher gebildetes und nachträglich verdicktes, verholztes und getüpfeltes Dilatationsparenchym getrennt waren. Letzteres rührte von einer früheren, das unverholzte Parenchym dagegen von einer späteren Sprengung her, welch' letztere theils durch dieses verdickte Parenchym hindurch ging, theils zwischen diesem und dem unveränderten Marke. Das unverholzte Dilatationsparenchym erscheint scharf abgesetzt gegen das verholzte und gegen die Markzellen, zeigt an den Grenzen keine solchen Bilder wie Fig. 13 von Macfadyena mollis. An einzelnen Stellen der Schnitte war mit Sicherheit zu constatiren, dass Dilatations-Initialen zwischen kleine abgesprengte Gruppen von Markzellen eingedrungen waren. An anderen Stellen war die Entscheidung über die Herkunft zweifelhaft, doch scheint mir die Hauptmasse sich auf eingedrungene Zellen zurückzuführen.

Soviel steht fest, dass bei den Bignonieen beide Modi der Entstehung des Dilatationsparenchyms im Mark vorkommen können, der eine oder der andere kann überwiegen, ich halte es für möglich, dass vielleicht in demselben Stamm je nach dem Alter Verschiedenheiten in der Bildungsweise sich einstellen.

Die Angaben Warburg's (l. c., p. 435) für Melloa mögen zutreffen, gestatten aber keinen Schluss auf alle Bignonieen.

5. Malpighiaceen.

Die Malpighiaceenlianen mit nachträglicher Zerklüftung des Holzes verhalten sich bezüglich der Entstehung des Dilatationsparenchyms verschieden.

Die Markzellen sind in der Mitte weitlumig, schwach verdickt, mit kleinen dreikantigen Intercellularen versehen, gegen die Peripherie zu kleinzelliger. Ganz unverholzt sind nur die kleinen Zellengruppen in der Umgebung der Erstlingsgefässe.

Das Mark betheiligt sich nun unzweifelhaft an der Dilatation, obwohl seine Zellen schwach verholzt sind. Sowohl auf Querschnitten als besonders auch auf Längsschnitten lässt sich beobachten, dass die Markzellen seitlich ausgewachsen sind und sich dann weiter getheilt haben. Phloroglucin-Salzsäure ergiebt keine Rothfärbung an den Stellen, wo die Zellwand gedehnt worden ist, wohl aber kann man Reste der Verholzung an den nicht in Dehnung eingetretenen Theilen der Wandung derselben Zelle durch die Rothfärbung erkennen. Es wird also erst die Membran chemisch verändert, bevor die Dehnung eintritt.

Die Sprengung des axialen und des inneren periaxialen Holzes in kleine Holzsegmente geschieht durch Combination beider Entstehungsweisen des Dilatationsparenchyms. Von den Hauptfurchen des Holzkörpers aus dringen die Initialen auf Längsrissen, die durch die vermehrte Phloëmerzeugung in den Furchen entstanden sein mögen, durch das axiale Holz vor bis zum Mark. Auch die Absprengung durch tangentiale Streifen Dilatationsparenchyms in dem axialen Holz beruht auf Eindringen, während weiter im periaxialen Holz auch vorgebildete Binden unverholzten Parenchyms vorhanden sind.

Bei den Sprengungen im periaxialen Holz betheiligen sich aber auch Markstrahlzellen und Belagzellen der Gefässe, obwohl ihre Wandungen verholzt sind. An zahlreichen Stellen der Schnitte habe ich Bilder gesehen, die sich nicht anders erklären lassen. Die betreffenden Zellen dehnen einseitig ihre verholzte Membran und wachsen dann aus. Besonders befähigt sind dazu die Belagzellen der Gefässe. Die stehen bleibenden Wände, die nicht gestreckt wurden, zeigen dann noch die Phloroglucinreaction, während die ausgestreckten Theile unverholzt sind. Dieses Auswachsen verholzter Zellen ist am ehesten mit der Thyllenbildung zu vergleichen, die ja auch fast stets in der Nähe der Dilatationsstreifen in den Gefässen auftritt. Aber es treten auf einem Dilatationsstreifen beispielsweise längs eines Markstrahles nicht alle Markstrahlzellen oder in der Nähe eines

Gefässes nicht alle Belagzellen in Dilatation ein, viele bleiben unverändert. Es combinirt sich also örtliche Entstehung des Gewebes und Eindringen in solch inniger Weise, dass später eine Unterscheidung von Wucher- und Dilatationsgewebe bei der Beobachtung der Schnitte kaum mehr durchführbar ist.

Für eine Mitbetheiligung der gefächerten Holzfasern an der Dilatation habe ich keine directen Anhaltspunkte finden können, halte sie auch nicht für wahrscheinlich. Zu meiner früheren Ansicht war ich gekommen durch die Thatsache, dass die Dilatationszellen sich in regelmässiger Weise mit ihren Membranen an die Holzfasern anlegen, so dass sie ganz den Eindruck machen, sie seien aus ihnen durch Streckung und Theilung hervorgegangen.

Bei der in Fig. 66, Taf. VI, Lianenanatomie, dargestellten Tetrapteris von Rio de Janeiro ist das Mark ebenfalls verholzt und dickwandiger als bei voriger Art. Daher ist das Dilatationsparenchym aus diesen Zellen unregelmässiger. An der Grenze zwischen den unveränderten Markzellen und dem Dilatationsparenchym sieht man häufig Markzellen mehrmals in kleinere Zellen mit unverholzter dünner Wandung getheilt. Durch Streckung und weitere Theilung dieser Tochterzellen wird die ursprüngliche Membran an einer Seite aufgesprengt, bleibt an der entgegengesetzten Seite im Verband mit den intacten Markzellen und färbt sich daselbst auch noch roth mit Phloroglucin-Salzsäure. In Folge seiner Entstehungsweise ist das Dilatationsparenchym kleinzelliger als die Markzellen. An manchen Stellen macht es auch den Eindruck, als ob auf kürzeren Strecken zwischen auseinander gerissenen unveränderten Markzellen von der Nachbarschaft her Dilatationszellen eingedrungen seien, und dürften sich also hier im Mark beide Entstehungsweisen des neuen Gewebes miteinander combiniren.

Figuren-Erklärung.

Tafel XX.

Fig. 1—8. Mendoncia Velloziana.

Fig. 1. Querschnitt durch die Markperipherie eines jungen, 2,5 mm dicken Stammes, *m* Mark, *mst* Markstrahlen, *x* axiales Holz. Vergr. 160.

Fig. 2. Querschnitt durch einen ca. 6 mm starken, bereits zerklüfteten Stamm. Die vier Ringstücke des axialen Holzes sind dunkel gehalten, an ihrer Innenseite vier markständige, secundär entstandene Holzstränge, in der Mitte der Ueberrest des Markes. Die Linien zwischen den Holzsträngen bezeichnen den Verlauf der Weichbastzellreihen. Vergr. 7.

Fig. 3. Partie aus dem Querschnitt des Stammes der Fig. 2, eines der vier axialen Holzringstücke mit anstossendem Gewebe umfassend. *ax* axiales Holz; ax_1 losgesprengtes kleines Fragment desselben; *px* periaxiales Holz; *mx* secundär in der Markperipherie gebildeter Holzstrang; *pp* Parenchym in radialen Reihen im Grunde der vier bis auf das axiale Holz gehenden Furchen; *hp* Holzparenchym des periaxialen Holzes; *xxx* Dilatationsparenchym aus eingedrungenen Initialen hervorgegangen. Vergr. 130.

Fig. 4, 5. Schnitte durch Zerklüftungsstellen im axialen Holzring *ax*; *xxyy* aus eingedrungenen Initialen hervorgegangenes Dilatationsparenchym; *pp* Dilatationsparenchym, entstanden durch Streckung von dünnwandigem, unverholztem Holzparenchym an Ort und Stelle im Grunde einer in das Holz einspringenden Furche; *mm* dilatirte Markzellen; *hf* Holzfasern; ax_1 losgesprengtes kleines Fragment des axialen Holzes. Im Stamme der Fig. 4 ist der axiale Holzring viel breiter entwickelt als in Fig. 5 u. 9. Vergr. der Fig. 4 240, der Fig. 5 300. Hierzu Fig. 9, Taf. XXI.

Fig. 6. Radial verlaufender Strahl von Dilatationsgewebe, welcher in das periaxiale Holz eingedrungen ist bis zu den Belagzellen des grossen, mit Thyllen erfüllten Gefässes *gef*; pp_1 dünnwandiges Holzparenchym an Ort und Stelle in Dilatation eintretend; *xx*, *yy* möglicher Weise eingedrungenes Dilatationsparenchym; *zz* dilatirte Belagzellen des Gefässes *gef*. Vergr. 240.

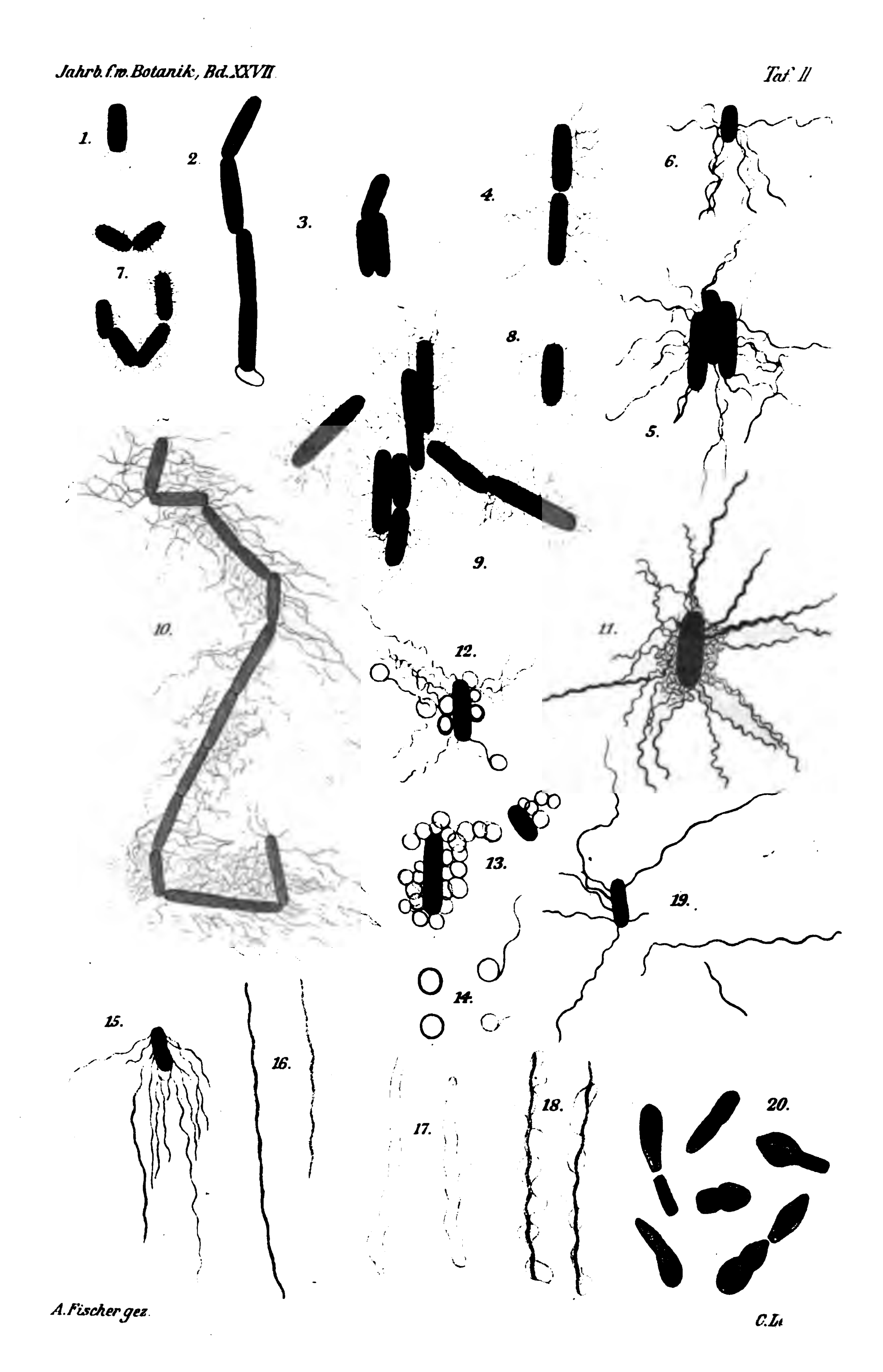
Fig. 7. Längsschnitt durch eine Zerklüftungsstelle im axialen Holz, links Holzfasern, rechts Dilatationsparenchym, zwei Markstrahlzellen, wovon die eine schräg abgesprengt worden ist. Vergr. 240.

Fig. 8. Randpartie des periaxialen Holzes mit dem Cambium *c*; die Einlagerung von dünnwandigem, unverholztem Parenchym *hp* zwischen die dickwandigen Holzelemente darstellend; *mstr* Markstrahlen. Vergr. 160.

Tafel XXI.

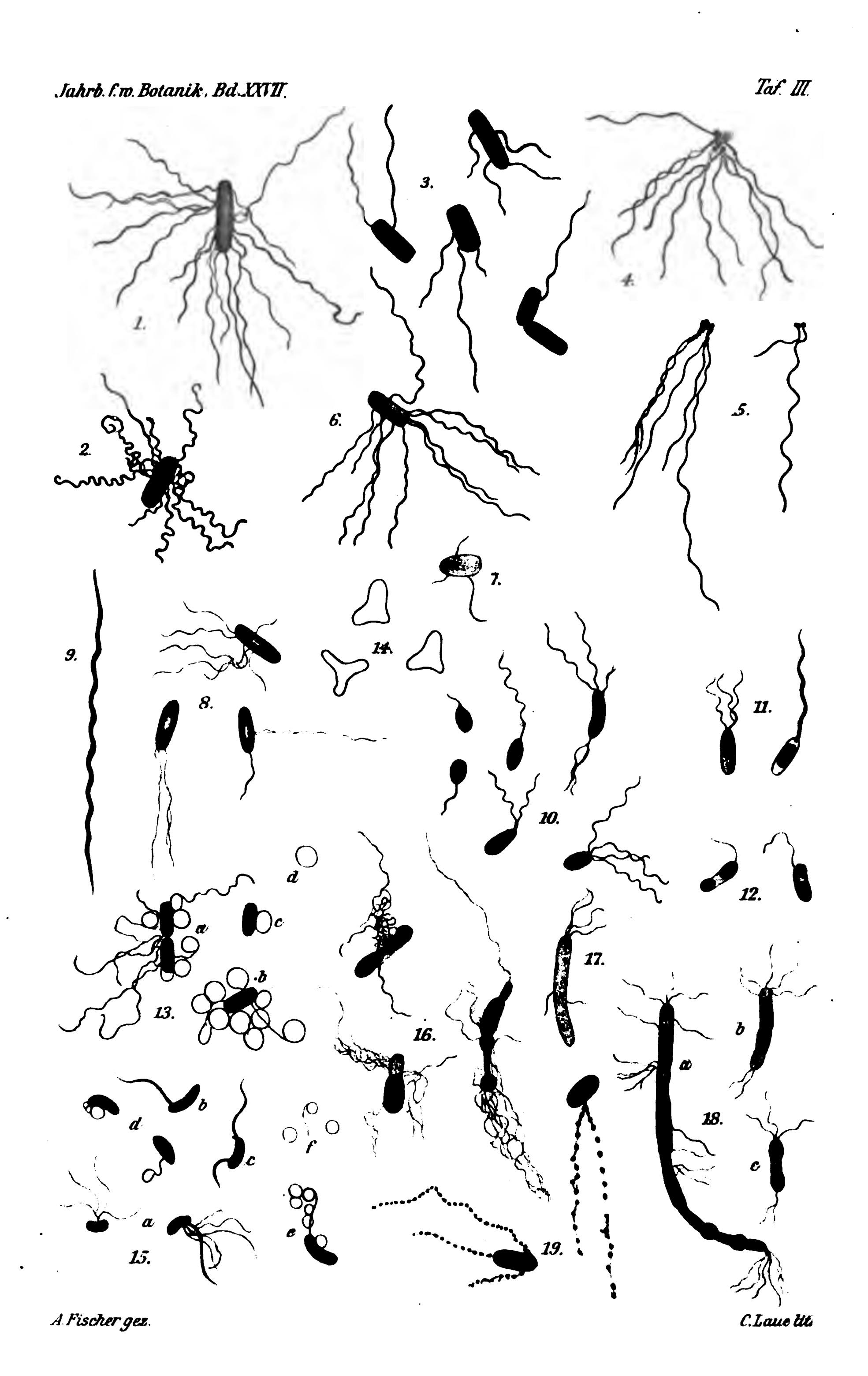
Fig. 9. Mendoncia Velloziana. Cf. Erklärung von Fig. 4 u. 5. Vergr. 240.

Fig. 10. Mendoncia Velloziana. Dilatationsparenchym aus einem ähnlichen Strahl wie in Fig. 6. Die an das Gefäss *gef* anstossenden Zellen sind durch Streckung von Belagzellen hervorgegangen. Vergr. 240.



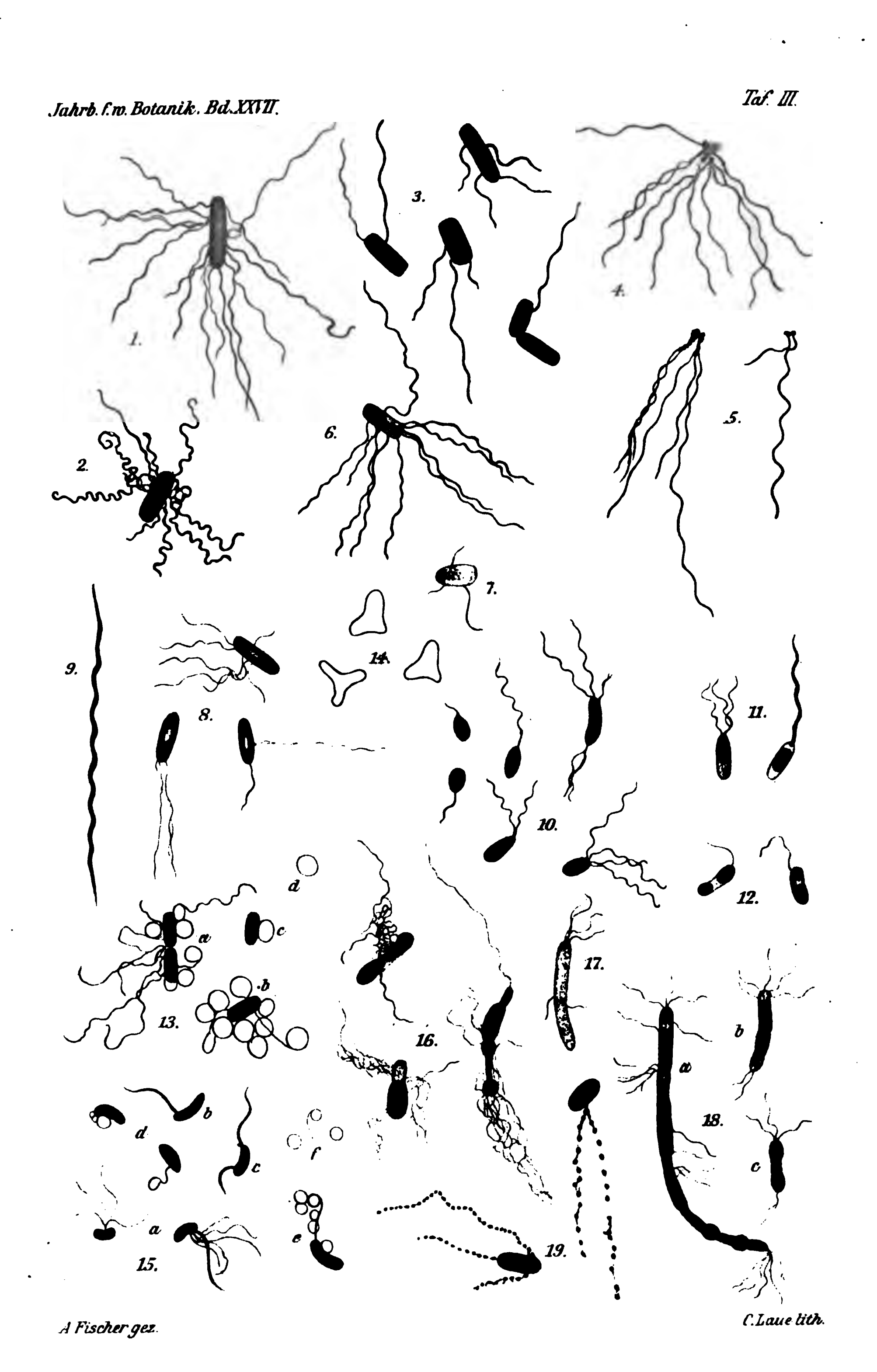
A. Fischer gez.

C. L.



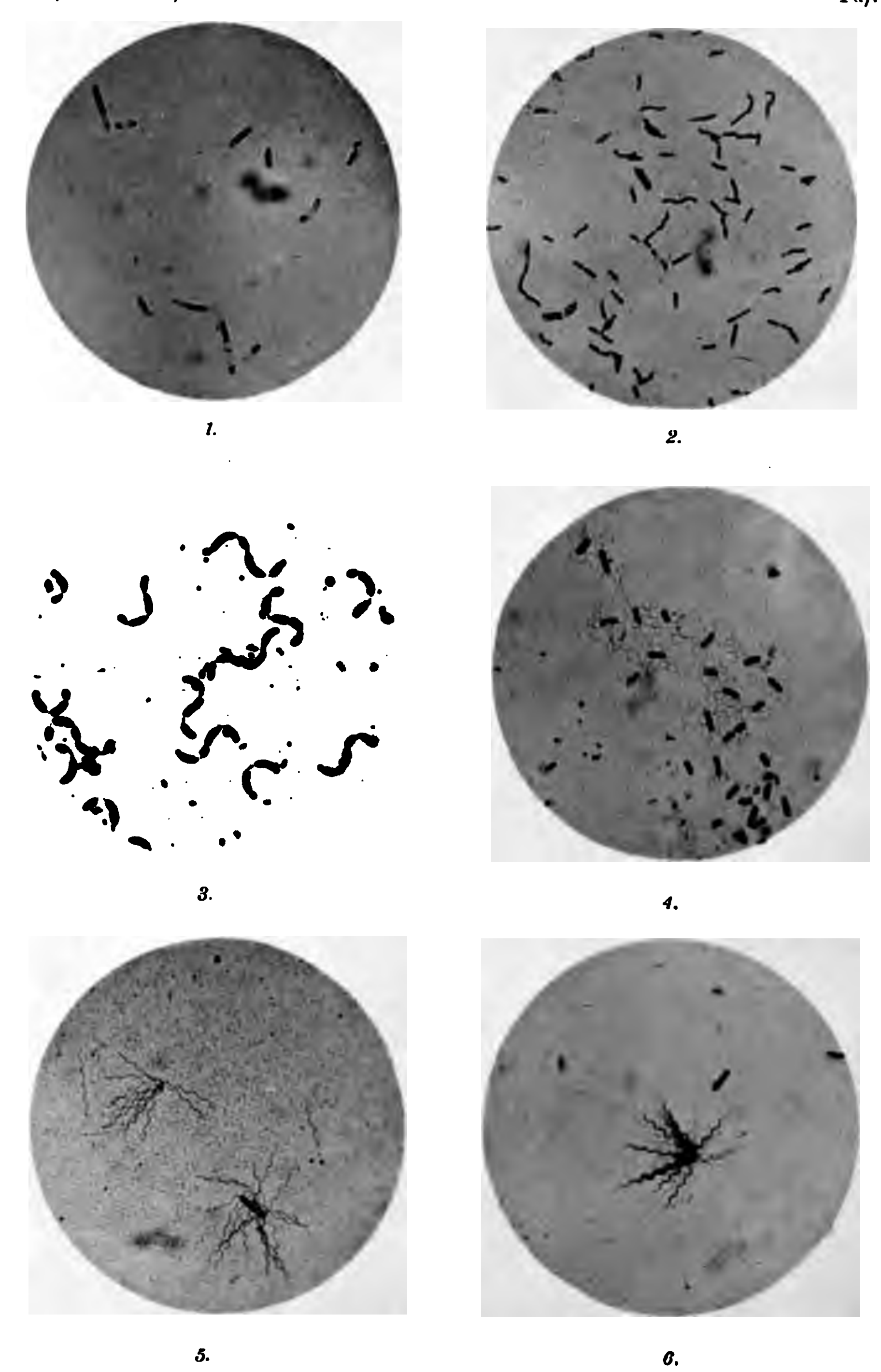
A. Fischer gez. C. Laue lith.





A. Fischer gez. C. Laue lith.

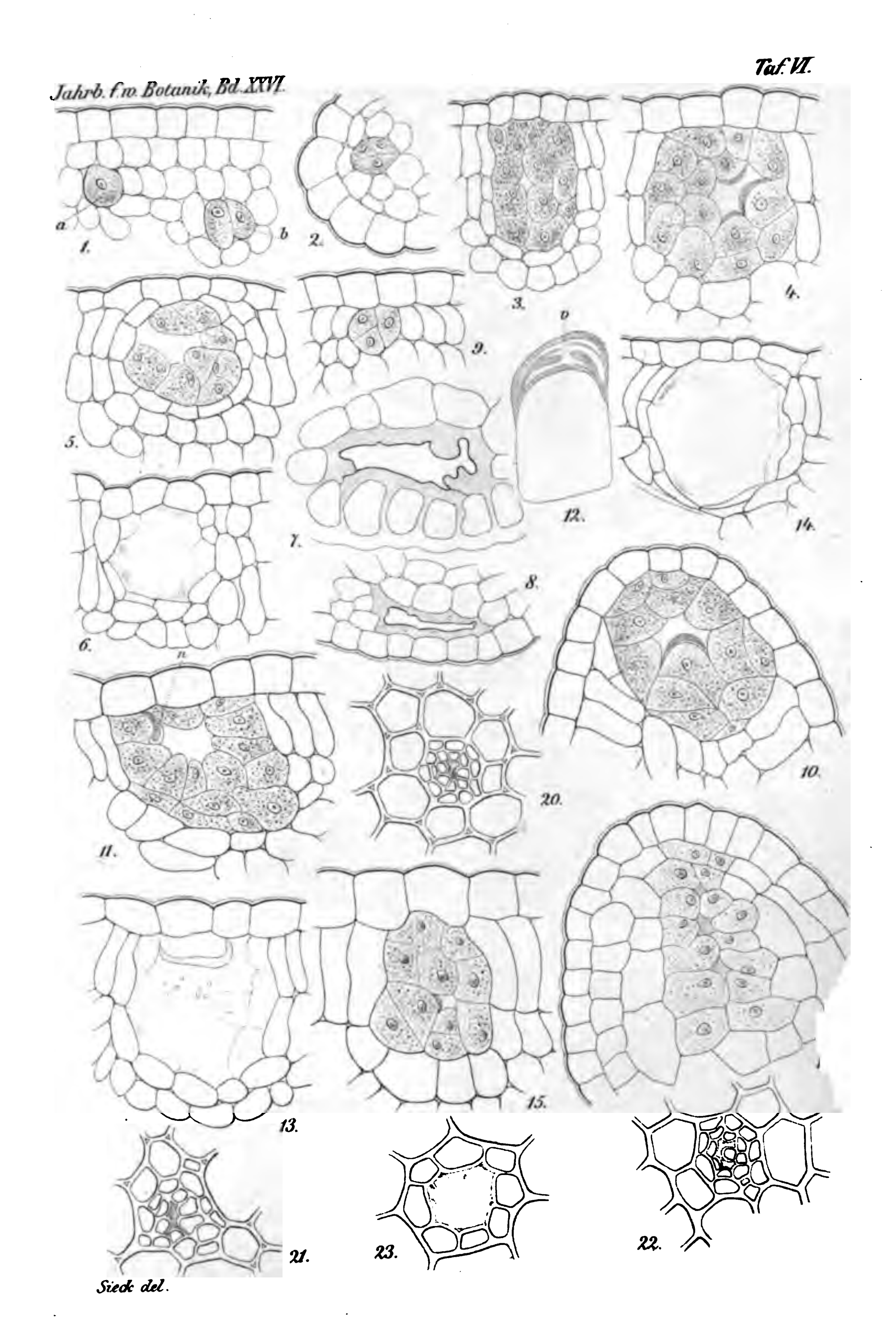




1. 2. 3. 4. 5. 6.

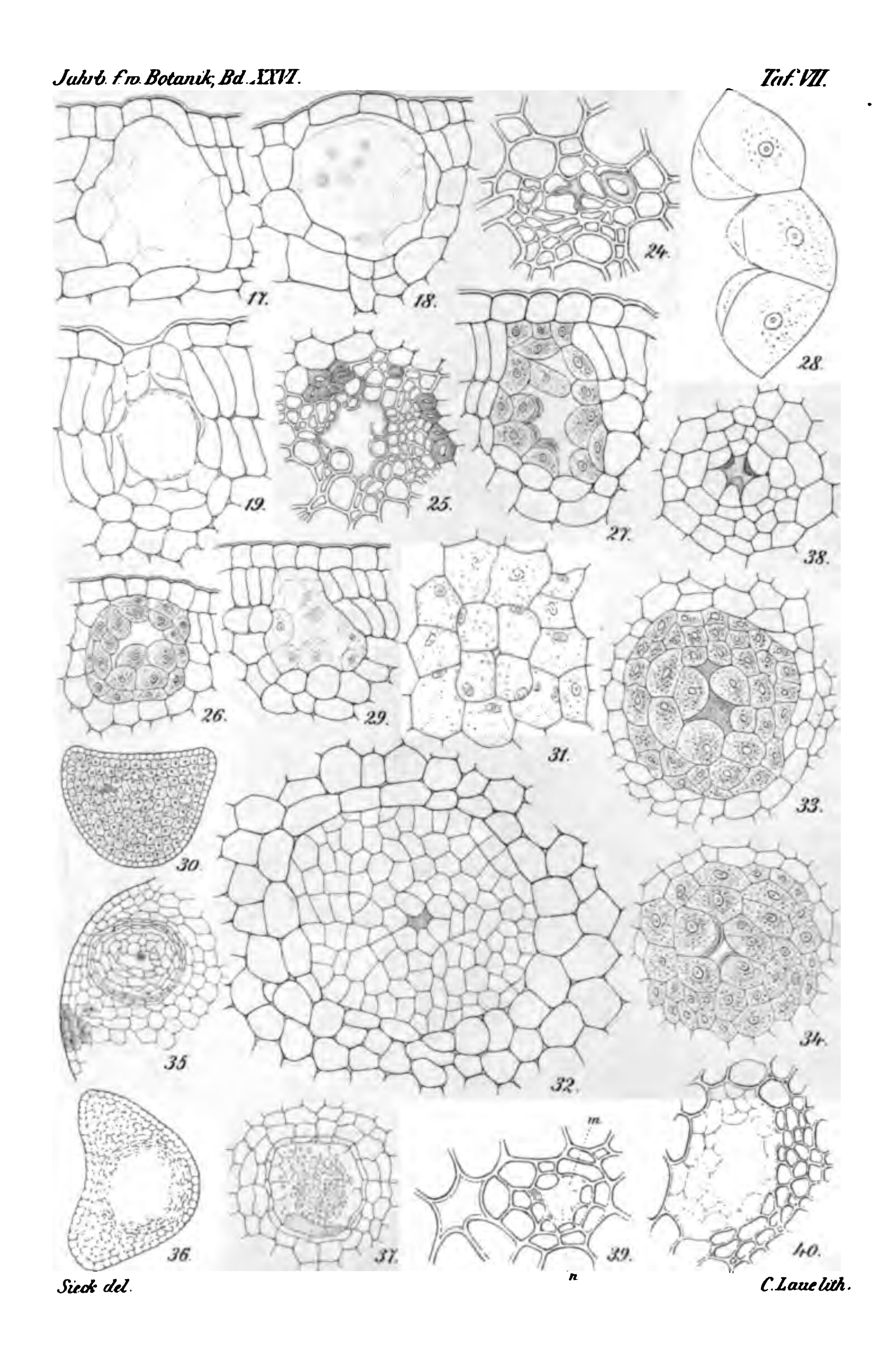
Photogr. von Dr. Georg Schmorl





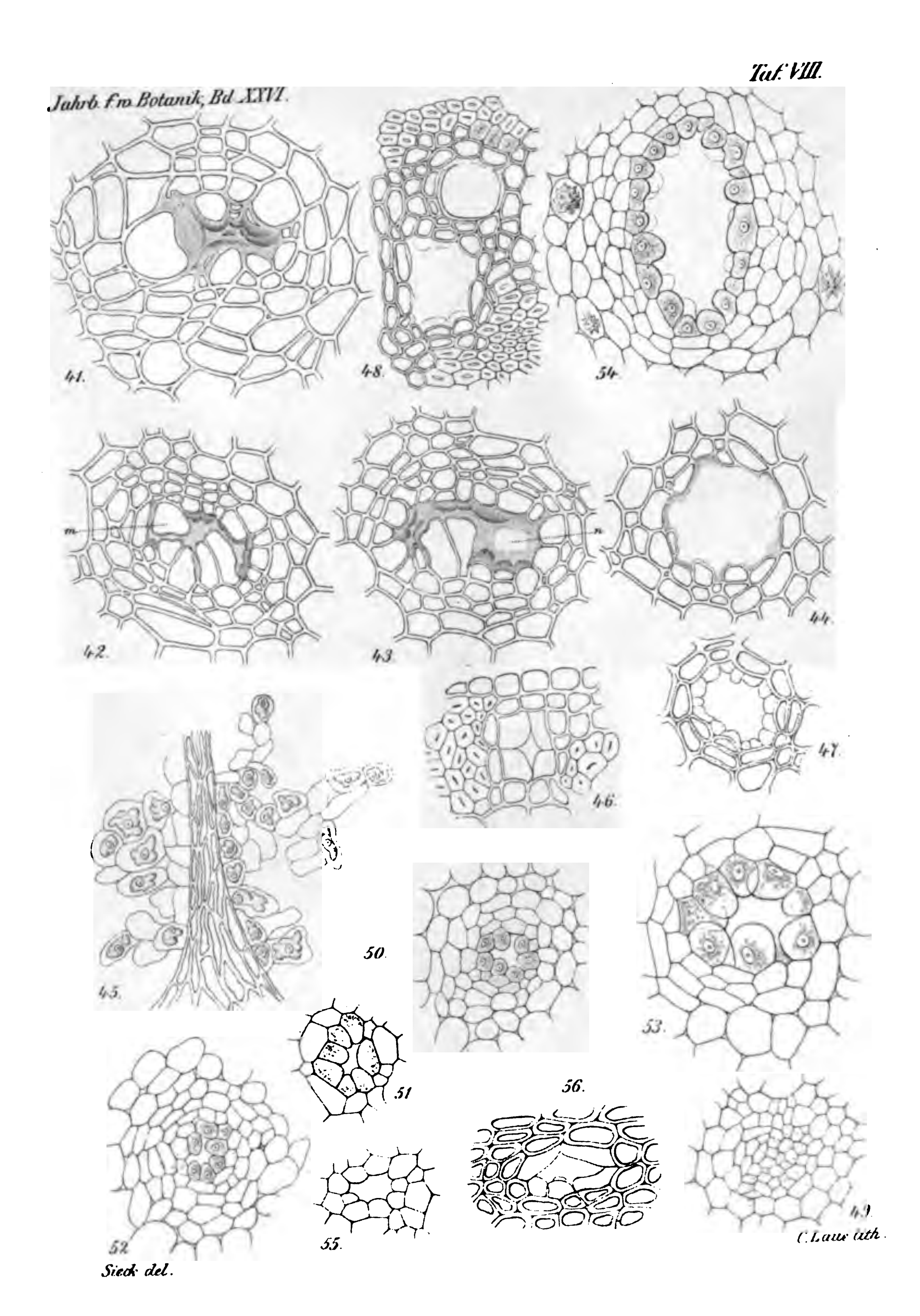
Jahrb. f. w. Botanik, Bd. XXVI.
Taf. VI.
Sieck del.





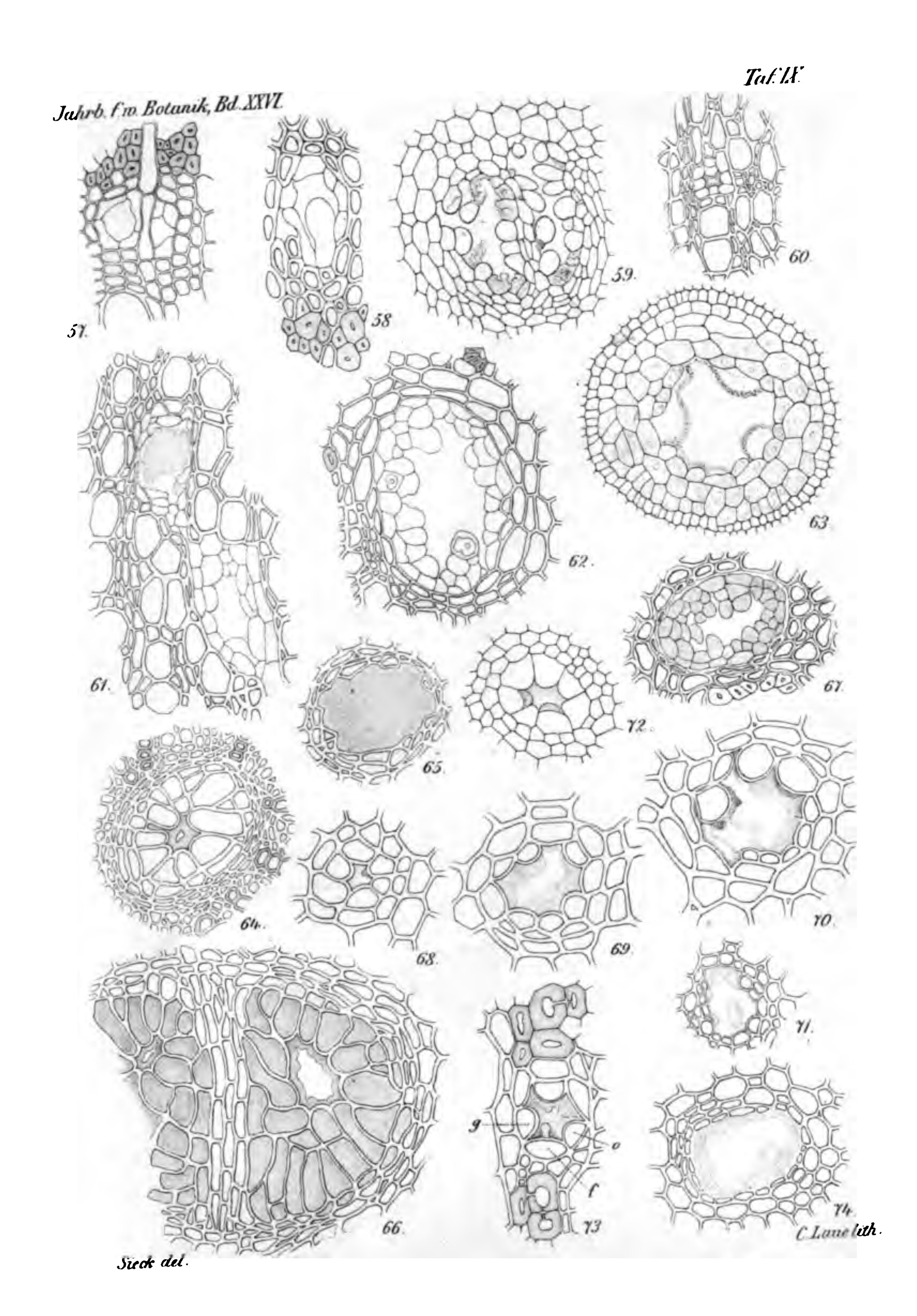
Sieck del. C. Laue lith.





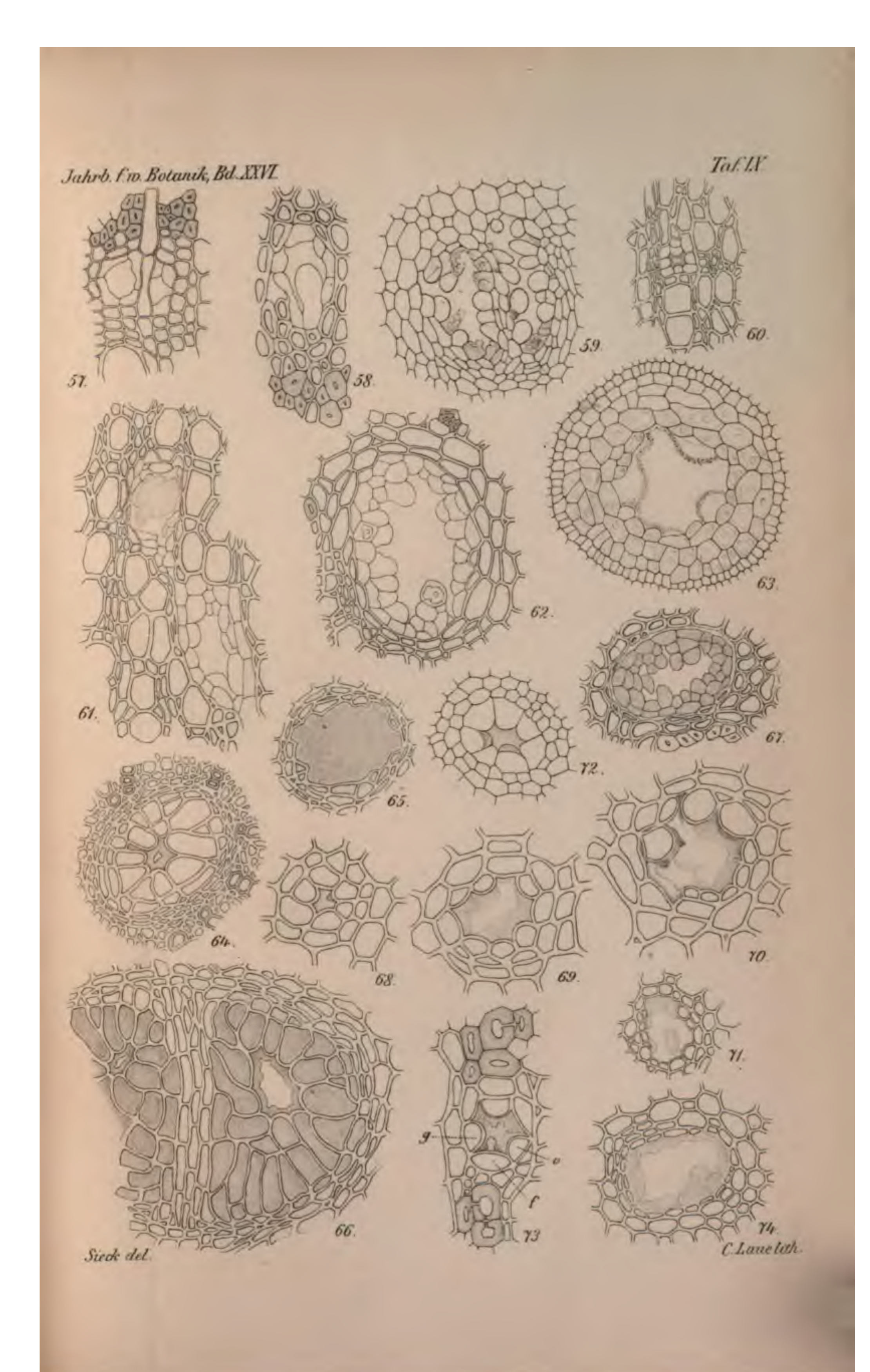
Sieck del.

C. Laue lith.

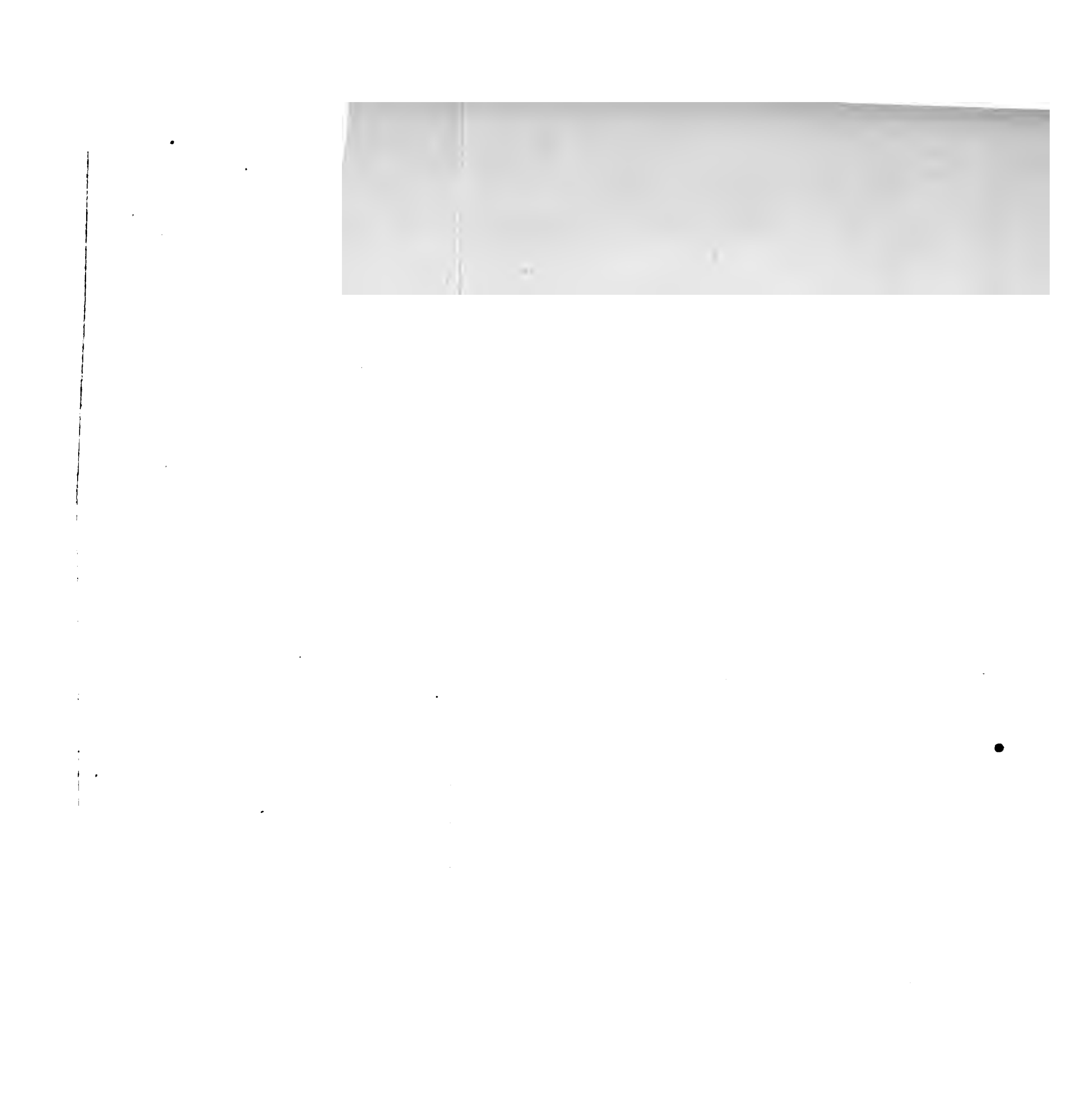


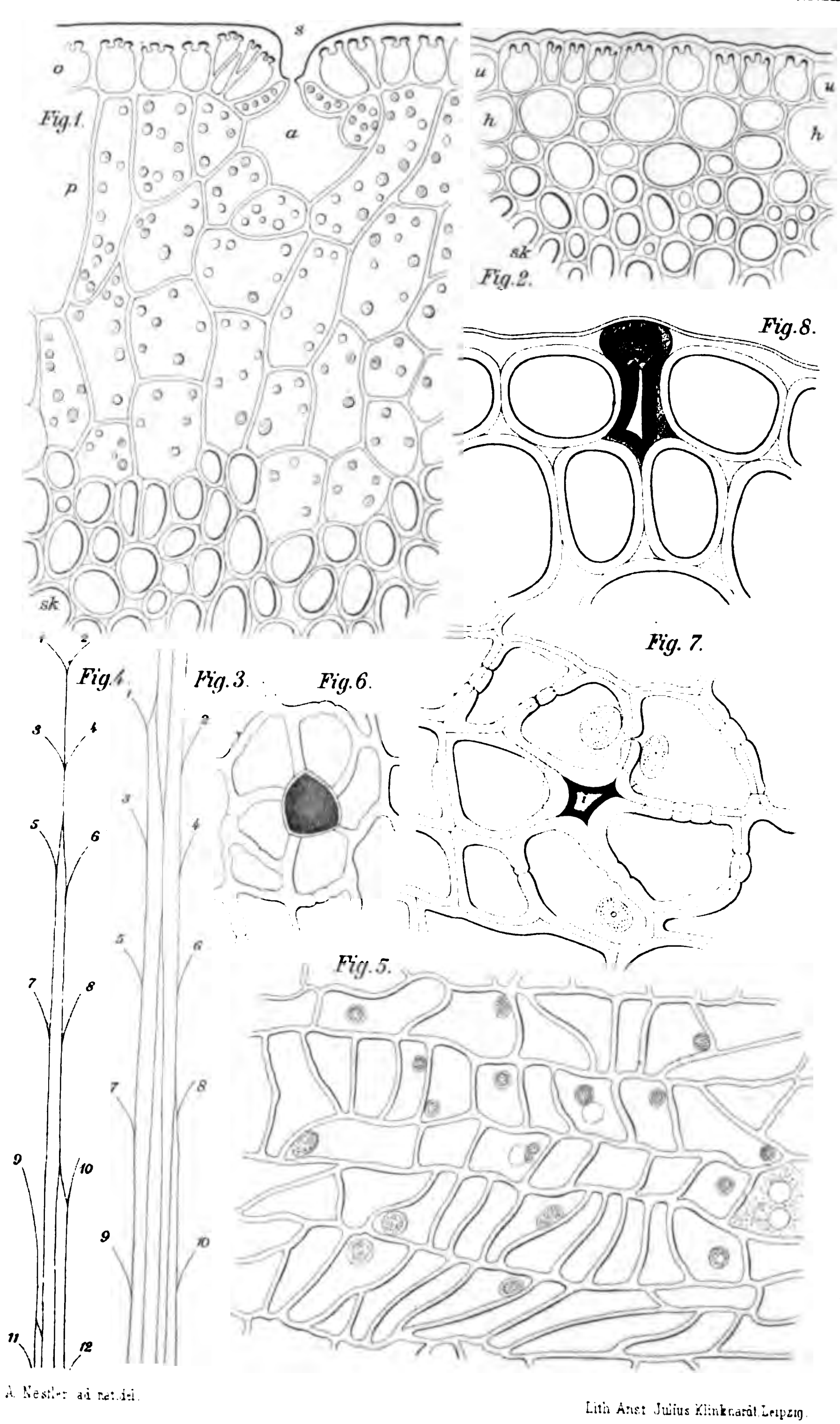
Sieck del.

C. Laue lith.



Jahrb. f. w. Botanik, Bd. XXVI.
Taf. IV.
57.
58.
59.
60.
61.
62.
63.
64.
65.
66.
67.
68.
69.
70.
71.
72.
73
74.
g
o
f
Sieck del.
C. Laue lith.

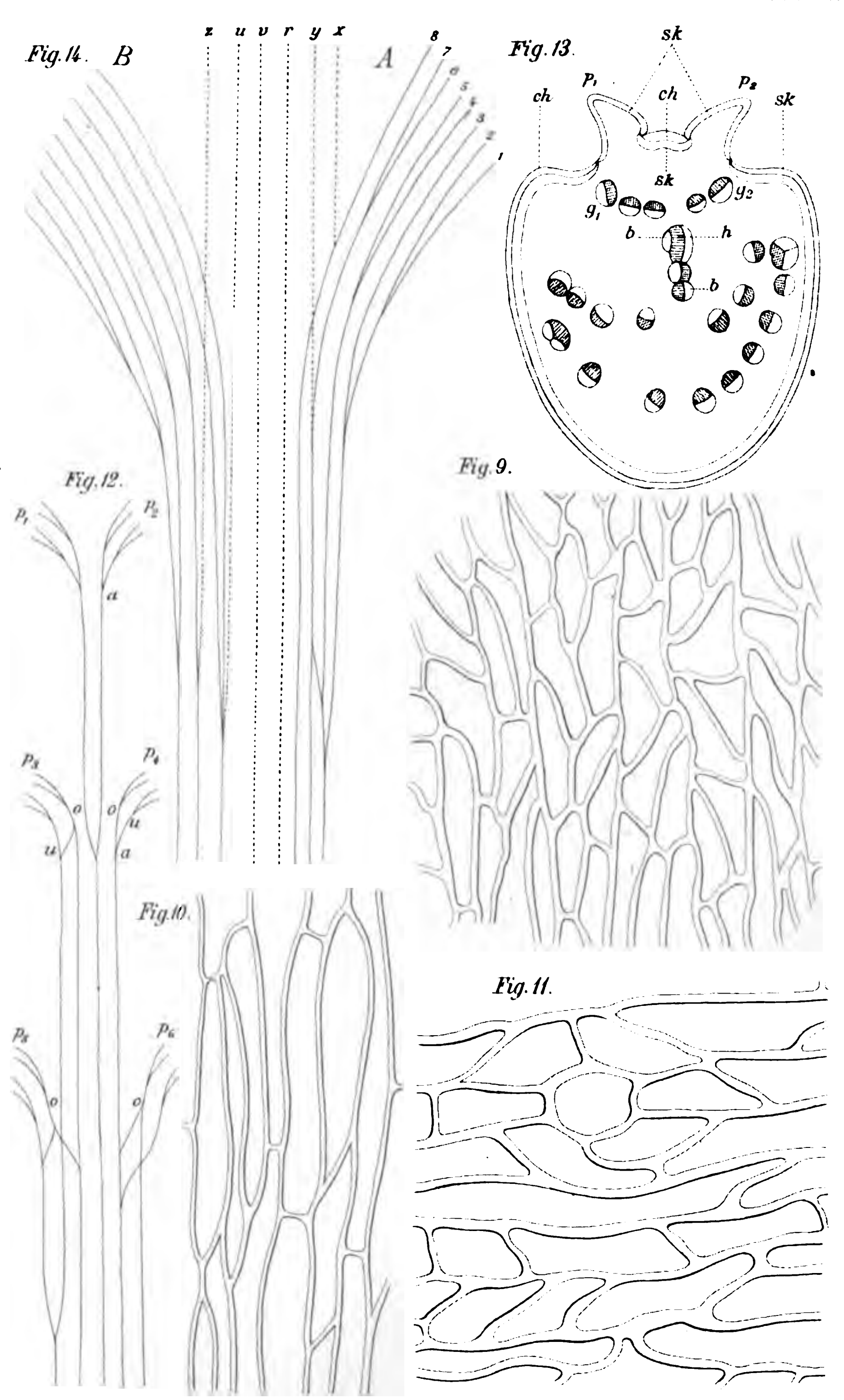




A. Nestler ad nat. del.

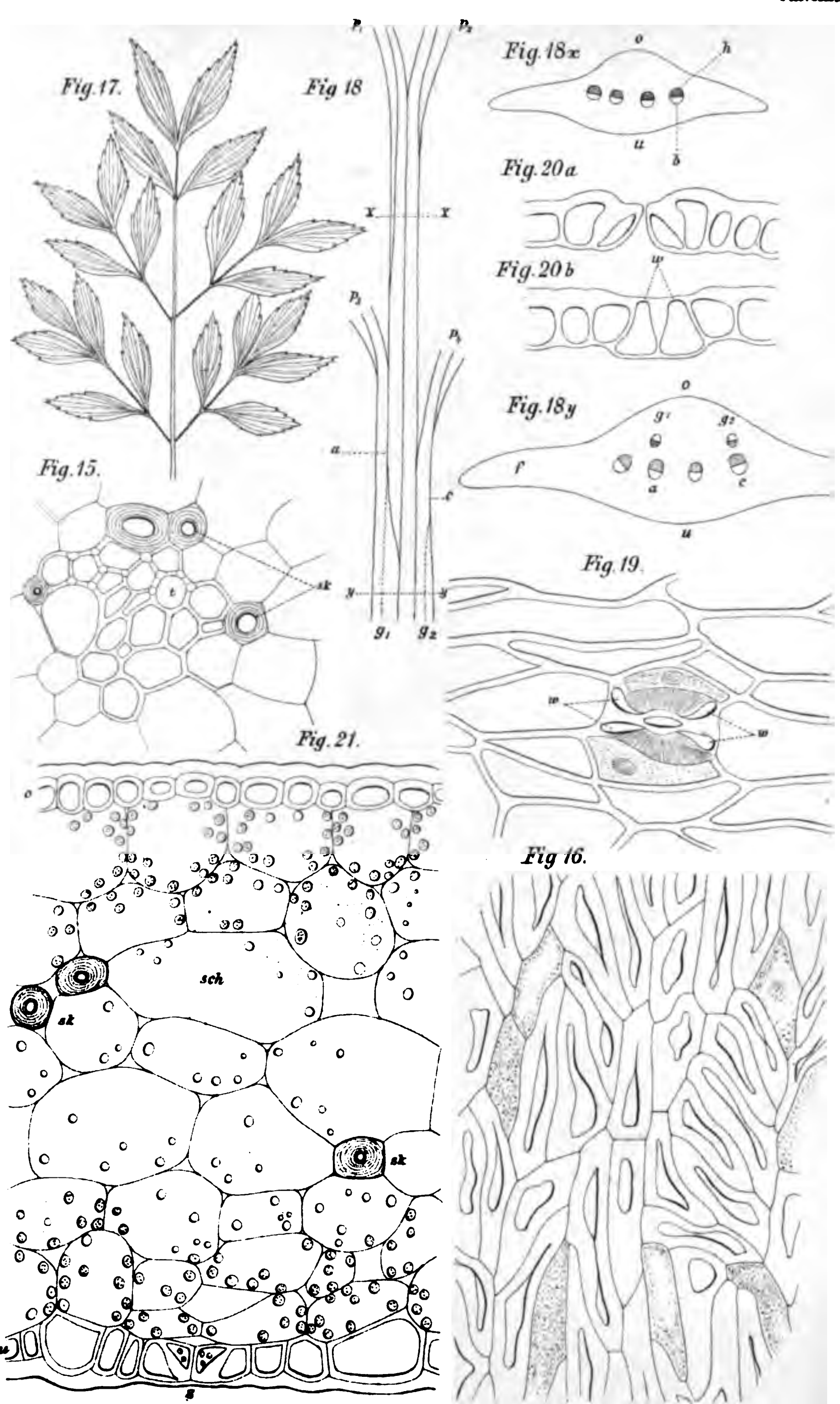
Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.





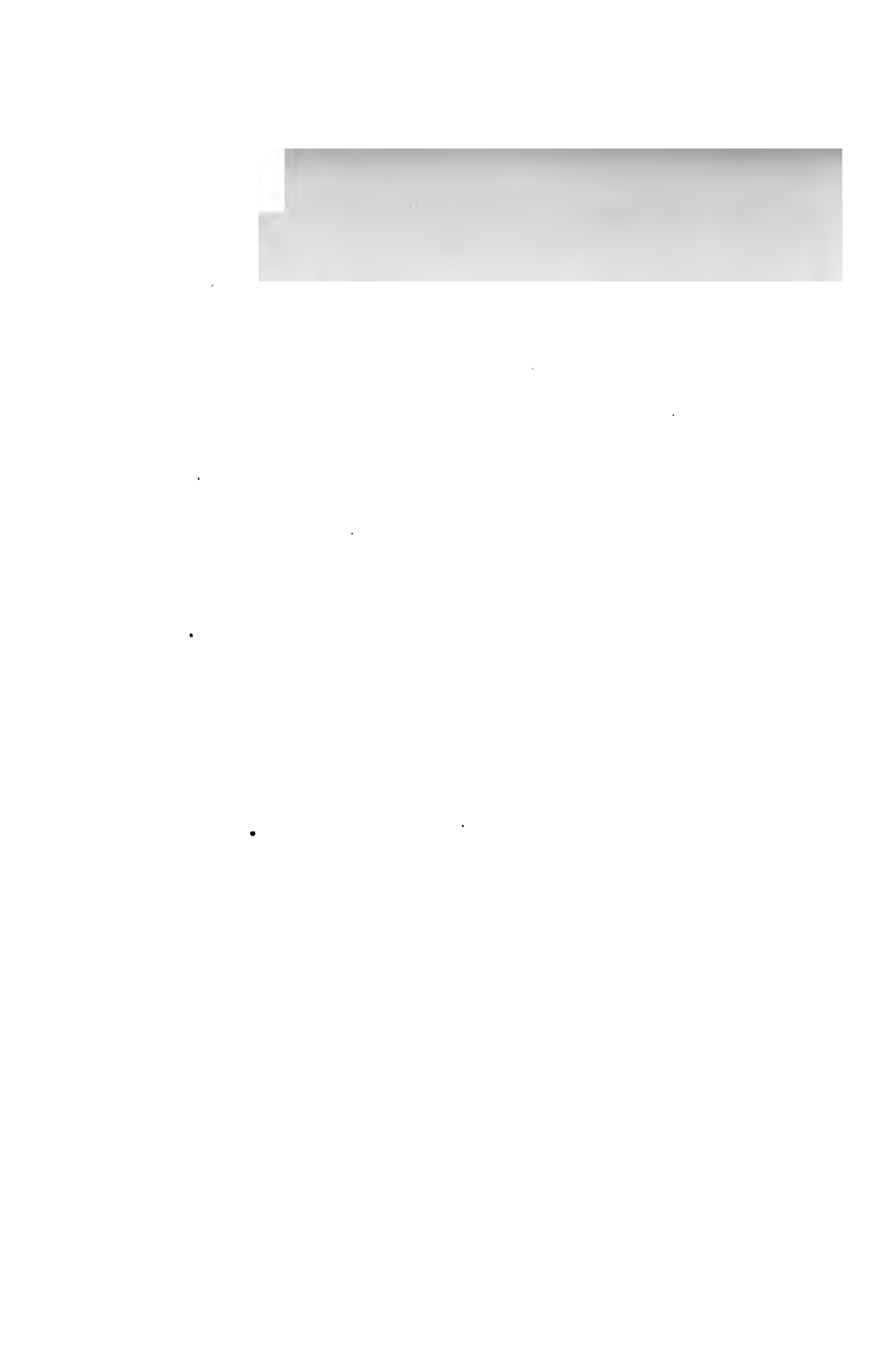
A. Nestler ad nat. del.

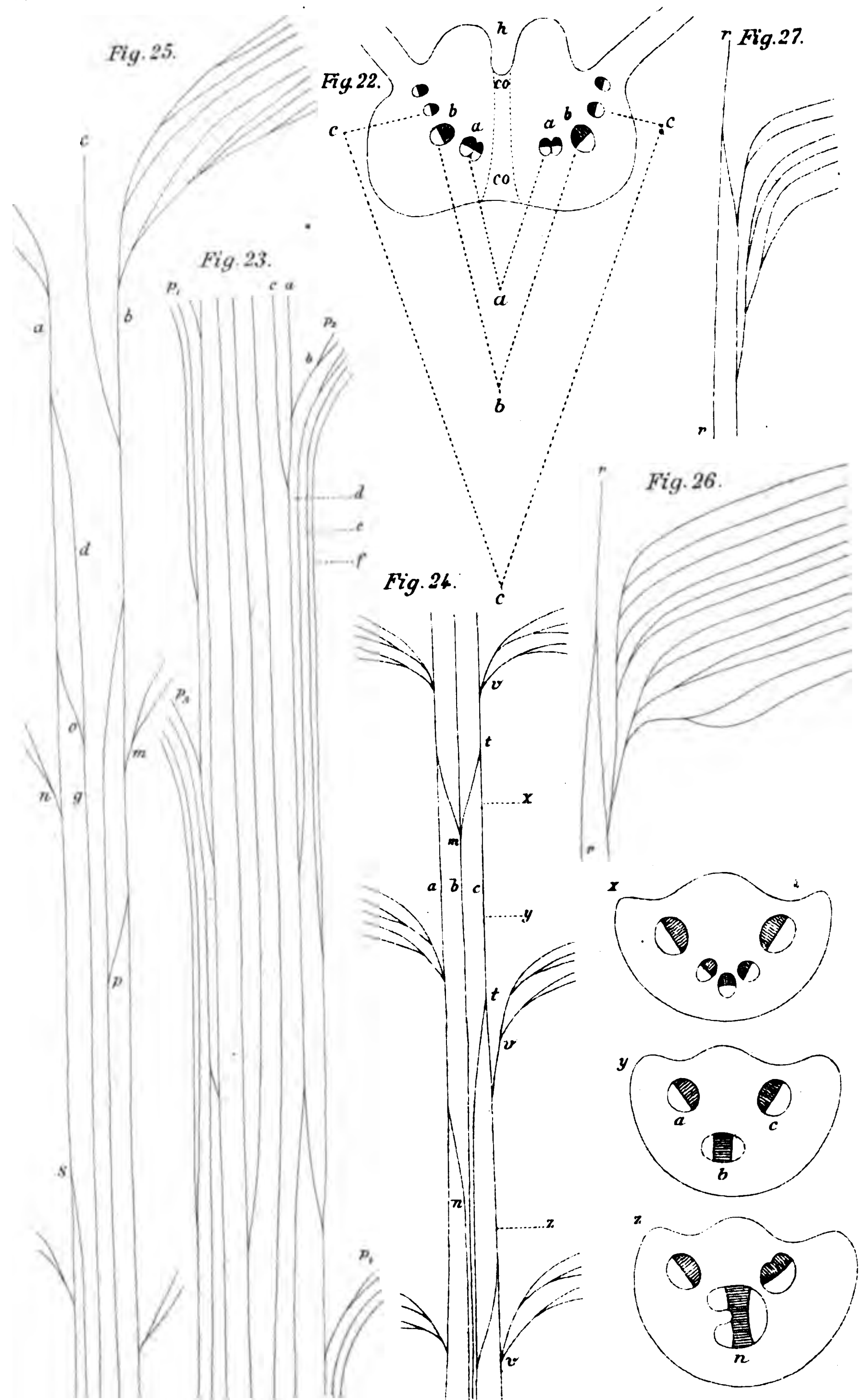
Lith. Anst. v. Julius Klinkhardt, Leipzig.



A. Nestler ad nat. del.

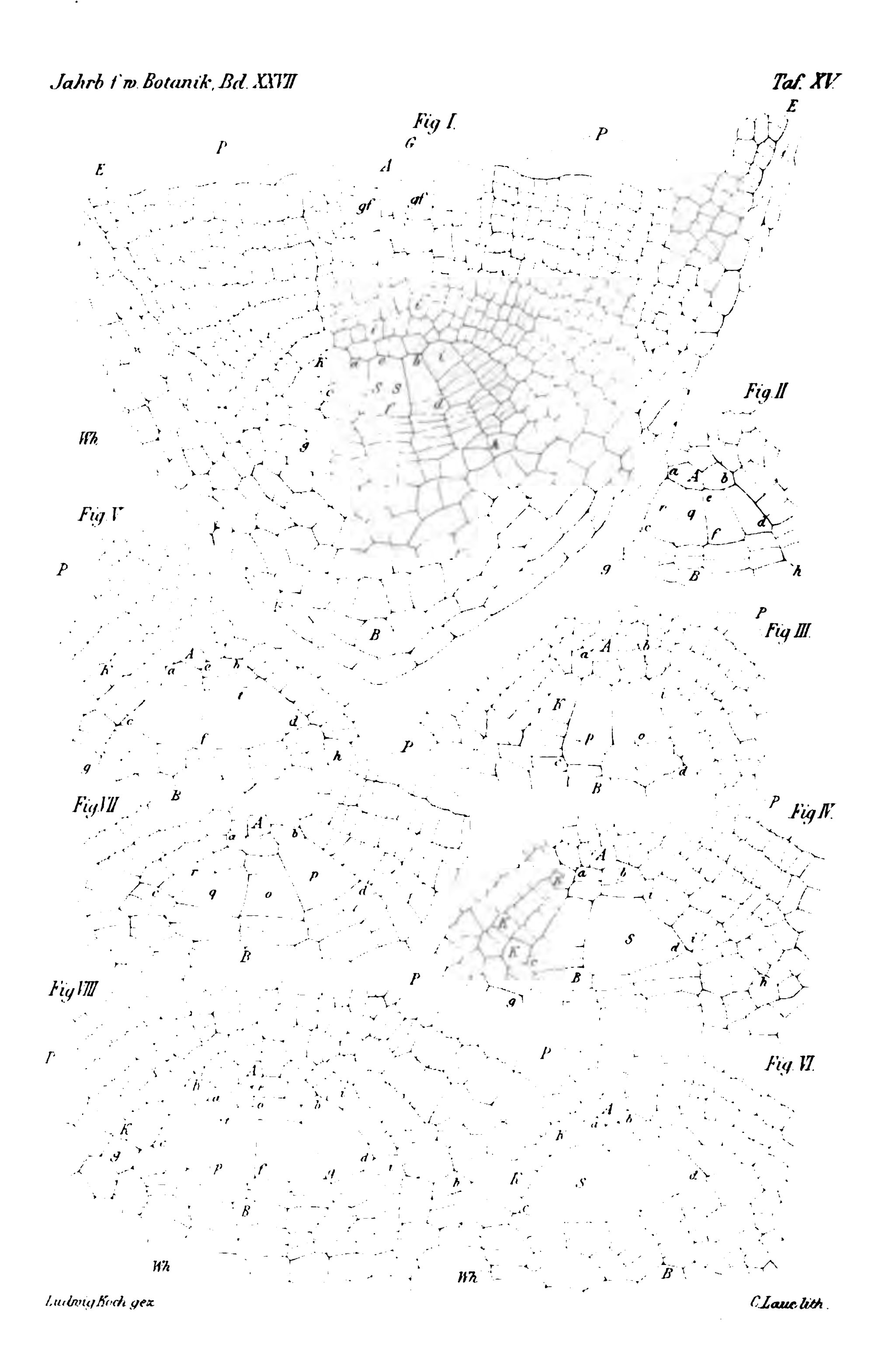
Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig.





A. Nestler ad nat. del.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig



Ludwig Koch gez. C. Laue lith.



Fig. I.

Fig. VII.

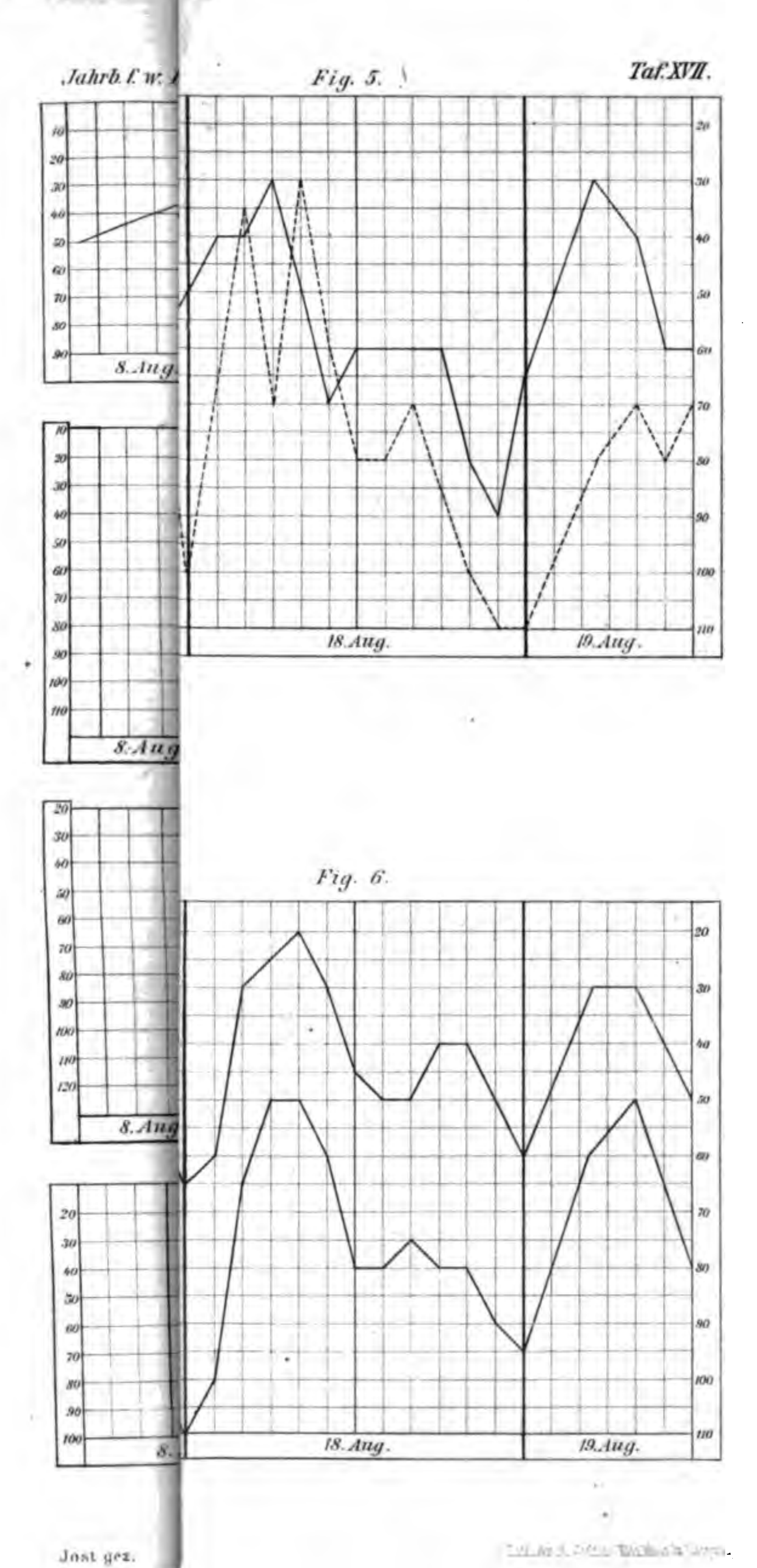
Fig. X.

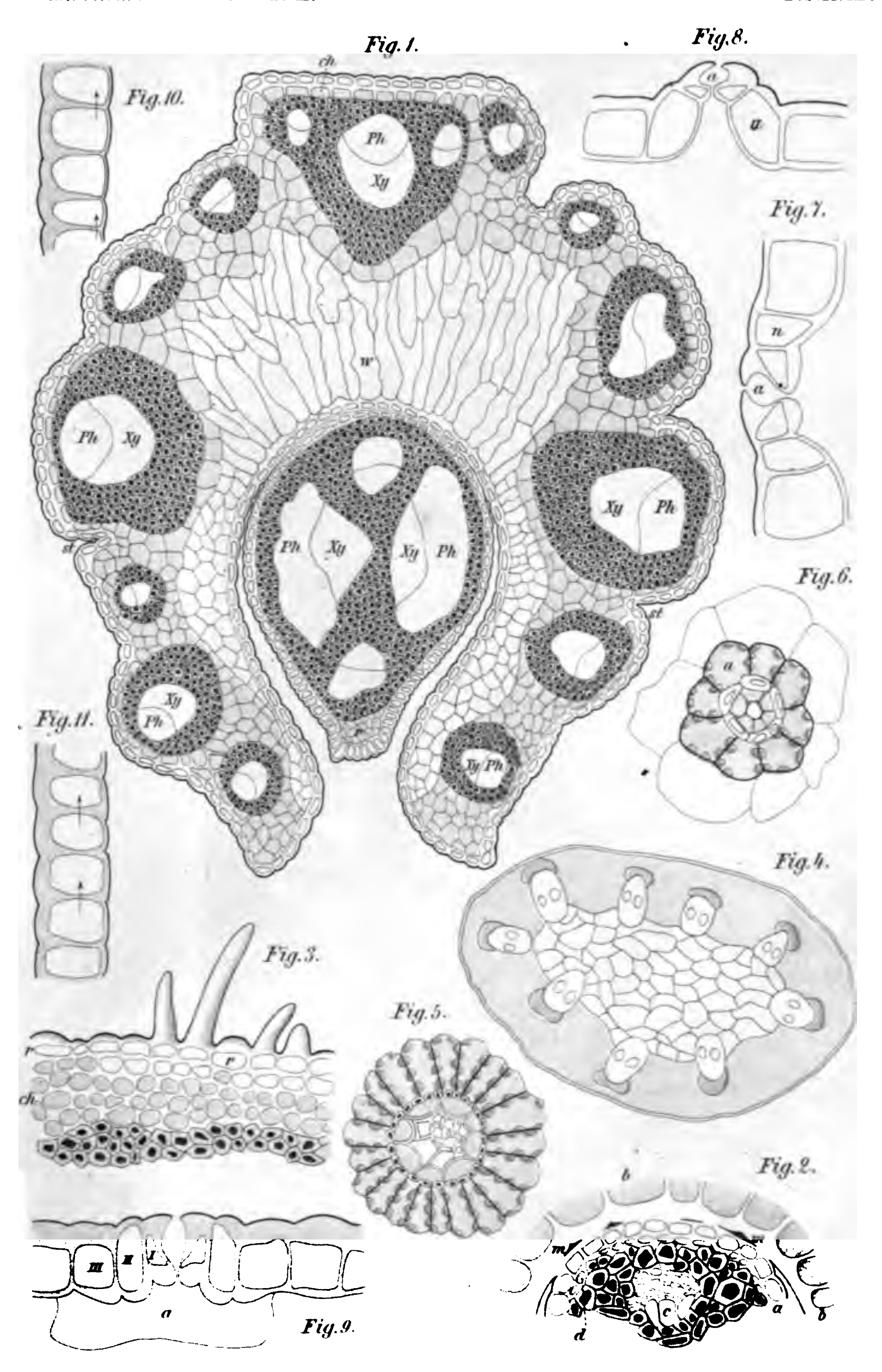
Fig. XV.

Ludwig Koch gez.



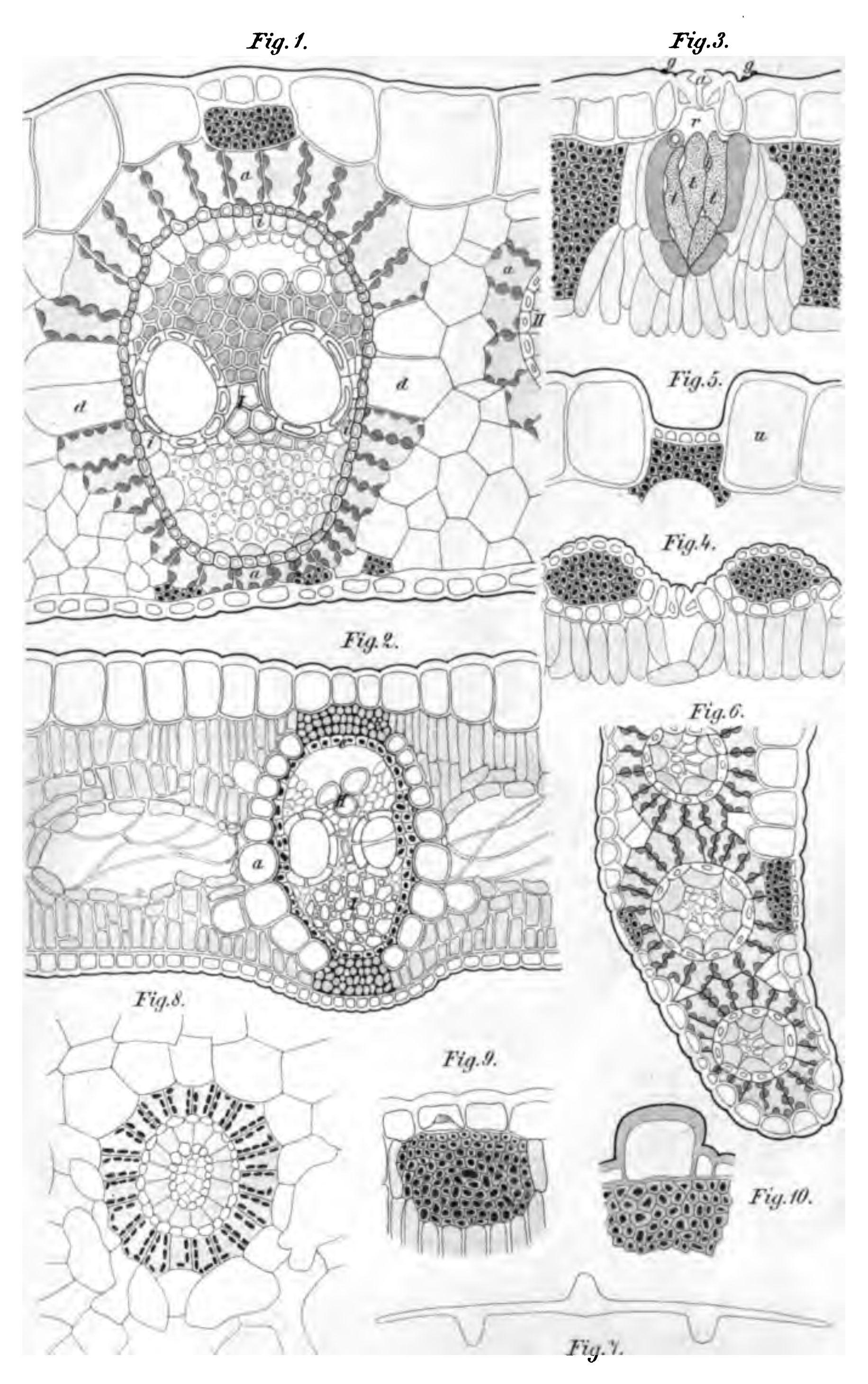
Jahrb. f. w. Botani
Fig. I.
Fig. VII.
Fig. X.
Fig. XV.
Ludwig Koch gez.


Taf. XVII.
Fig. 5.
18. Aug.
19. Aug.
8. Aug.
Fig. 6.
18. Aug.
19. Aug.
8. Aug.
Jost gez.

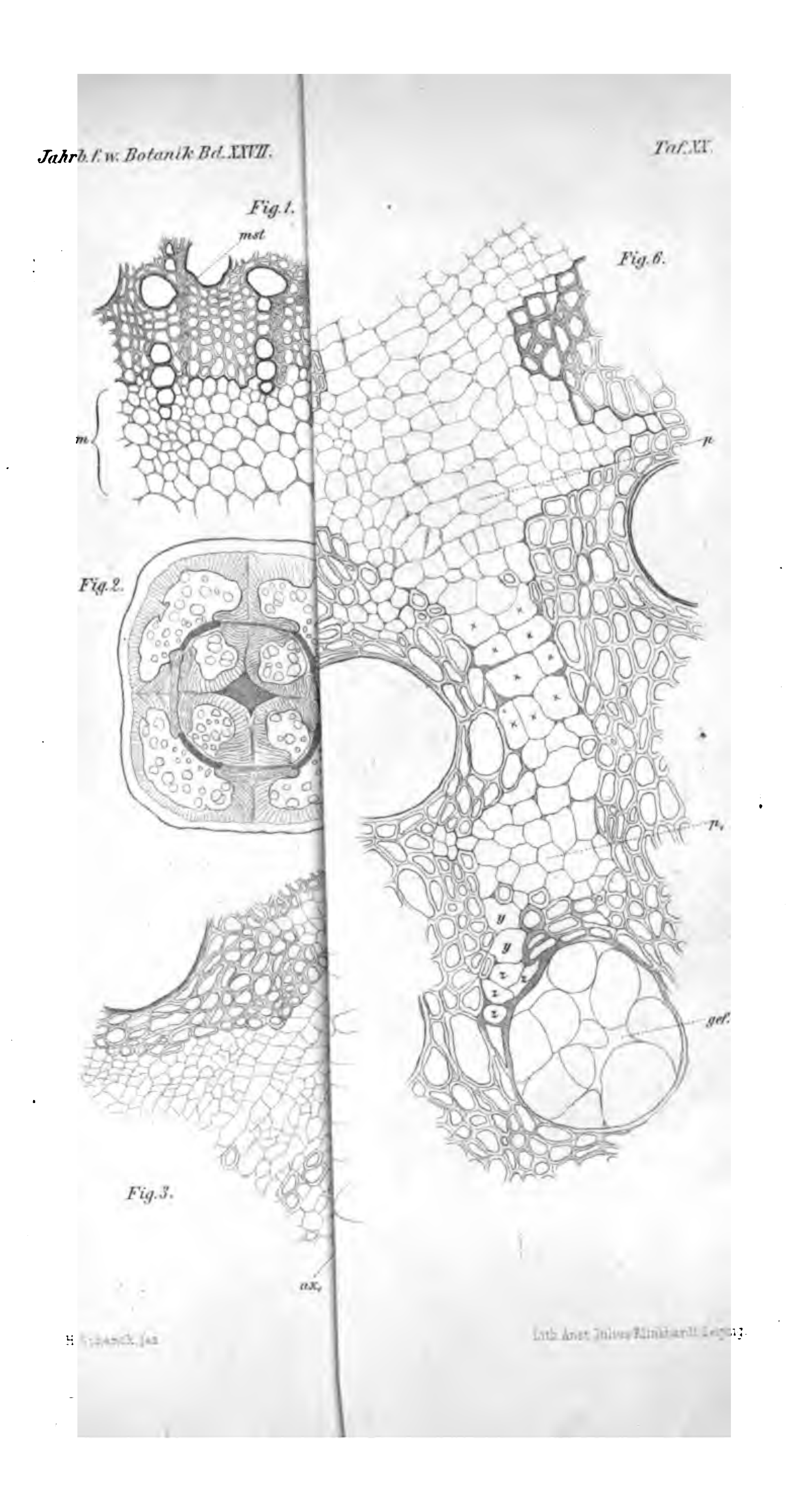


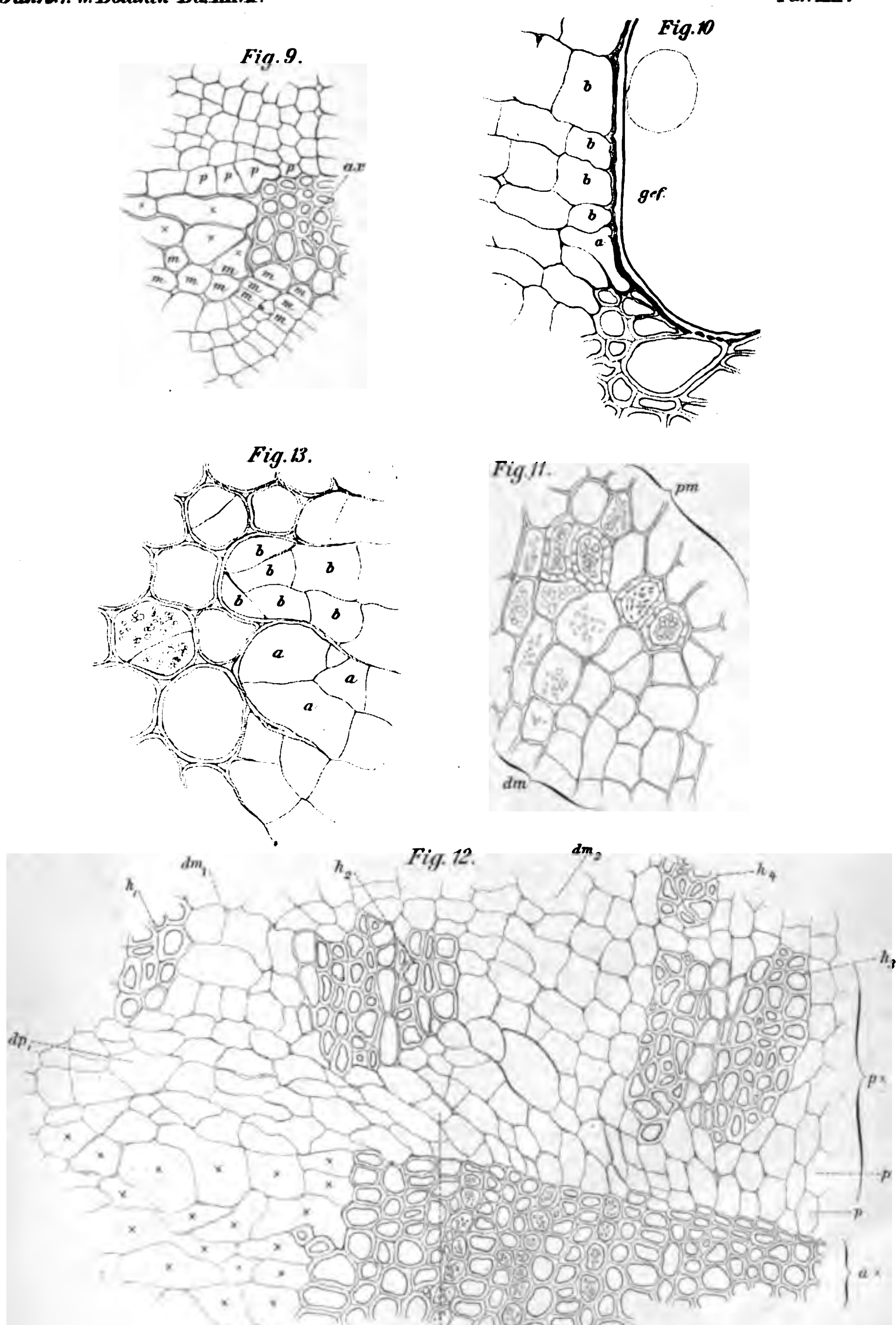
M. Fritz del.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig



M. Fükh del. Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig


Fig. 1.
mst
m
Fig. 2.
Fig. 3.
ax,
Fig. 6.
p
p,
y
y
z
z
z
z
gef.



H. Schenk gez. Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leip.





JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim.

Herausgegeben

von

W. Pfeffer, Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger, Professor an der Universität Bonn.

Siebenundzwanzigster Band. Erstes Heft.

Mit 5 Tafeln.

Berlin, 1895.

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Ed. Eggers.

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an

Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut).



Inhalt des vorliegenden 1. Heftes, Band XXVII.

Nachdem Herr Geheimerat **Pringsheim** am 6. Oktobe[r]
verschieden ist, erscheinen die von ihm begründeten un[d]
bisher redigierten

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

unter der Redaktion der Herren Geh. Räte Professore[n]

Pfeffer — Leipzig

Strasburger — Bonn

vom 27. Bande ab in unveränderter Weise im unte[r-]
zeichneten Verlage, der sich insbesondere auch angeleg[en]
sein lassen wird, für baldiges Erscheinen der einlaufend[en]
Arbeiten Sorge zu tragen.

Alle Zusendungen für die Redaktion sind an Her[rn] Geh. Rat Pfeffer (botanisches Institut in Leipzig) z[u] richten.

Berlin.

Gebrüder Borntraeger.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim.

Herausgegeben

von

W. Pfeffer, Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger, Professor an der Universität Bonn.

Siebenundzwanzigster Band. Zweites Heft.
Mit 5 Tafeln.

Berlin, 1895.
Verlag von Gebrüder Borntraeger
Ed. Eggers.

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an
Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut).



alt des vorhergehenden Heftes 1, Band XXVII.

---

halt des vorliegenden 2. Heftes, Band XXVII.



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim.

Herausgegeben

von

W. Pfeffer, und **E. Strasburger,**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn.

Siebenundzwanzigster Band. Drittes Heft.

Mit 7 Tafeln.

Berlin, 1895.

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Ed. Eggers.

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an

Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut).



Inhalt des vorliegenden 3. Heftes, Band XXVII.

Inhalt der vorhergehenden Hefte 1 u. 2, Band XXVII.

Die Botaniker aller Länder

werden **dringend gebeten**, ihre Veröffentlichungen an den Herausgeber von Just's Botan. Jahresbericht

Prof. Dr. **E. Koehne**, Friedenau b. Berlin, Kirchstr. 5

(Deutschland)

einzusenden, besonders dann, wenn die Arbeiten in wenig verbreiteten, schwer zu beschaffenden oder in nicht-botanischen Zeitschriften erschienen sind.

Von den jährlich erscheinenden etwa 7000 Veröffentlichungen gehen dem Herausgeber nur sehr wenige (270 bis 280, für die Bakteriologie beispielsweise nur 1 bis [illegible] jährlich, aus England, Frankreich und anderen Ländern wenige oder fast gar keine) zu. Dadurch wird die mühevolle und aufopfernde Thätigkeit der Mitarbeiter des Jahresberichts auf's Aeusserste erschwert und die Schnelligkeit des Erscheinens des Berichts weit mehr beeinträchtigt, als die Botaniker sich vorzustellen scheinen und selbst wünschen. Denn die Beschaffung zahlreicher Zeitschriften, deren Umlauf bei den Mitarbeitern, deren Durchsicht auf Bibliotheken ist mit unberechenbarem Zeitverlust verbunden, der bei reichlichem Eingang von Sonderabdrücken sehr herabgemindert werden würde. Die bei vielen Botanikern anzutreffende Vorstellung, als sei die Beschaffung der meisten Schriften leicht und einfach, ist durchaus irrig, vielmehr fällt jede Viertelstunde, die zu diesem Zweck aufgewendet wird, bei den 7000 Veröffentlichungen schon schwer in's Gewicht. Viele Zeitschriften sind überhaupt nicht zu beschaffen oder sind nur in solchen Bibliotheken vorhanden, welche Zeitschriften ausserhalb ihrer Lesezimmer nicht verleihen und deshalb die Entnahme solcher zur Versendung an Mitarbeiter des Jahresberichts ausschliessen.

Jeder Botaniker, der die Wichtigkeit des Jahresberichts nach Vollständigkeit und schnellem Erscheinen für seine Studien kennen gelernt hat, muss sich **verpflichtet** fühlen, gegen die Mitarbeiter des Berichts die Rücksicht zu üben, dass er **alle** seine Schriften pünktlich einsendet. Ist doch das Interesse jedes Autors an dem schnellen und vollständigen Bekanntwerden, wie an der leichten Auffindbarkeit seiner Arbeiten, ein mindestens ebenso grosses wie das seiner Fachgenossen, die Ueberlassung aber aller Mühewaltungen für das Bekanntwerden an die Mitarbeiter des Jahresberichts ein Mangel an Rücksicht. **Das einzige Werk, welches alle botanischen Arbeiten annähernd vollständig, in systematischer Ordnung, in grösserer Uebersichtlichkeit als irgend ein anderes, mit vollständigem Register der Autoren- und Pflanzennamen in kurzen Inhaltsangaben vorführt, ist aber der 1873 von Just begründete Botanische Jahresbericht,** erschienen im Ver-[illegible] Gebr. Borntraeger.



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim.

Herausgegeben

von

W. Pfeffer, und **E. Strasburger,**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn.

Siebenundzwanzigster Band. Viertes Heft.

Mit 4 Tafeln.

Berlin, 1895.

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Ed. Eggers.

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an

Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut).



Inhalt des vorliegenden 4. Heftes, Band XXVII.

Inhalt der vorhergehenden Hefte 1, 2 und 3, Band XXVII.

